Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

einer

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Basel

vorgelegt von

Emil Friedmann,
approb. Zahnarzt aus München.

Separatabdruck aus den „Morphologischen Arbeiten". Herausgegeben von Dr. Gustav Schwalbe, o. ö. Prof. der Anatomie und Director des anatomischen Instituts an der Universität Strassburg i. E. VII. Band. Heft 3.

Jena.
Gustav Fischer.
1897.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548622_0123

Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

einer

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Basel

vorgelegt von

Emil Friedmann,
approb. Zahnarzt aus München.

Separatabdruck aus den „Morphologischen Arbeiten". Herausgegeben von Dr. Gustav Schwalbe, o. ö. Prof. der Anatomie und Director des anatomischen Instituts an der Universität Strassburg i. E. VII. Band. Heft 3.

Jena.
Gustav Fischer.
1897.

Meinen teuren Eltern

in Liebe und Dankbarkeit gewidmet.

Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische.

Von

Emil Friedmann,
approb. Zahnarzt.
(Aus dem kgl. anatomischen Institute zu München.)

Mit 16 Abbildungen im Texte.

Es ist auffallend, dass die grosse Fischfauna in Bezug auf die Entwicklung der Zähne an einer ununterbrochenen Serie von Embryonen noch sehr wenig untersucht wurde.

Röse war der einzige neben Carlsson, der die Salmoniden in dieser Art und Weise studirte. Mit grosser Freude ging ich deshalb auf den liebenswürdigen Vorschlag des Herrn Privatdozenten Dr. Röse ein, eine vollständige embryonale Entwicklungsreihe von Esox lucius L. und Cyprinus Carpio L., sowie erwachsene Thiere dieser beiden Fischarten in Hinblick auf die Zahnentwicklung zu untersuchen.

An dieser Stelle ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Professor Dr. von Kupffer geziemenden Dank zum Ausdrucke zu bringen für die dargebotene Gelegenheit, in dem histologischen Laboratorium der anatomischen Anstalt zu München das vorliegende Thema zu bearbeiten; desgleichen ganz besonders Herrn Dr. Röse für die gütige Angabe des Themas, sowie die vielfachen wissenschaftlichen und technischen Unterweisungen, wofür ich auch Herrn Prosector Dr. A. Böhm und Herrn Dr. Neumayer, Assistenten des histologisch-embryologischen Institutes, grossen Dank schulde.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Röse stand mir eine grössere Anzahl von erwachsenen Gadiden, Gadus morrhua sowohl als Gadus aeglefinus, zur Verfügung; die Zähne der betreffenden Thiere wurden ebenfalls einiger histologischen Details halber bearbeitet.

Ferner verdanke ich Herrn Dr. Röse einen Kiefer von Hexanchus, der vergleichshalber untersucht wurde.

Geschichtlicher Ueberblick.

Untersuchungen über den Bau der Fischzähne waren schon sehr frühzeitig ein Lieblingsthema verschiedener Autoren, wenngleich die embryonale Entwicklung hiebei nicht stets die verdiente Berücksichtigung fand. Besonders weist jedoch die Literatur unseres Jahrhunderts eine grosse Anzahl von Arbeiten auf diesem Gebiete auf, unternommen von Männern, deren Namen mit der Geschichte der Wissenschaft aufs engste verknüpft sind. Von früheren Autoren nenne ich Namen wie Owen, Retzius, J. Müller, Pander, O. Hertwig, Heincke, Tomes etc.

In neuerer Zeit hat man die Zähne der Fische gegenüber denen der höheren Vertebraten etwas vernachlässigt. Erst im Jahre 1894 erschienen fast gleichzeitig zwei Aufsätze von Röse und Carlsson, die das Interesse wieder auf die Zahnentwicklung der Fische lenkten.

Die Arbeiten von Owen, Agassiz und Pander beschränkten sich ausschliesslich auf Trockenschliffe. Diese Forscher richteten ihr Hauptaugenmerk auf die histologischen Details der harten Zahngewebe von erwachsenen Thieren. Trotzdem sie mit sehr mangelhaften Hülfsmitteln arbeiteten, erreichten sie doch Resultate, die auch für die heutige Wissenschaft noch maassgebend sind.

Die übrigen Autoren, die ich oben anführte, bearbeiteten nicht nur die Hartsubstanzen, sondern auch die Weichtheile der Zähne erwachsener Thiere einerseits und der Embryonen anderseits. Ihre Untersuchungen waren dann auch für die Histologie und ganz besonders für Embryologie von grösster Bedeutung. Um nun ein möglichst genaues Bild der Ergebnisse der Zahnforschung bei Fischen früherer Zeit bis zum heutigen Tage zu geben, werde ich in kurzen Auszügen die diesbezüglichen Arbeiten, die bisher erschienen sind, citiren, soweit sie mir zugänglich waren.

Leeuwenhoek 1678 war wohl der erste, der die Zähne histologisch untersuchte. Er beschrieb dieselben als hohle Gebilde, welche aus unverzweigten, von der Pulpa bis zur Peripherie verlaufenden Fasern beständen. Die Entwicklung der Zähne führt er zurück auf die Ausschwitzung eines Keimes, und zwar soll der Keim schichtenweis abgelagert werden.

F. und S. Cuvier 1805 huldigten in Bezug auf Entwicklung der Zähne den Ansichten Leeuwenhoek's; dagegen hatten sie schon Kenntniss vom röhrigen Bau des Dentins verschiedener Fischzähne. Sie haben jedoch die Röhren, sie nannten sie Fibern, als ungetheilt und parallel von der Cavitas pulpae bis zum Ende des Zahnknochens verlaufend betrachtet. Sie führten auch einige termini technici über Form und Be-

festigung der Zähne in die damalige Wissenschaft ein. So bezeichneten sie die kleinen Zähne, die man nur durch Tasten wahrnehmen kann, als Dentes villiformes, so z. B. die Zähnchen auf der Zunge des Hechtes; längere Zähne, die die Stelle, welche sie besetzen, einem Reibeisen ähnlich machen, nannten sie Dentes raduliformes und endlich lange und elastische Zähne Dentes setiformes.

L. Jurine 1821 war der Ansicht, dass die Cyprinoiden in Folge ihres eigenthümlichen Baues der Schlundknochen und der Zähne Wiederkäuer wären.

G. Born 1827 untersuchte verschiedene Fischzähne histologisch und kam zu ganz neuen Resultaten. Er theilte die Fischzähne folgendermaassen ein:

I. Zähne, die nur aus Horngewebe bestehen:

A) solche, die bloss als höhere Entwicklung des die Mundhöhle auskleidenden Epithels anzusehen sind. (Hornzähne der Cyclostomen.)

B) solche, welche sich schon analog den Zähnen höherer Thiere in Säckchen ausbilden. (Zähne von Chaetodon und Pimelodes.)

Born bezeichnet den Schmelz als homogene Hornmasse.

II. Ueberlegte Zähne d. h. aus 2 verschiedenen über einander liegenden Substanzen bestehend:

A) solche, die aus Fasersubstanz bestehen und mit Schmelz überlegt sind. Die Keimsubstanz setzt sich in den einzelnen hohlen Fasern fort.

B) solche, die im Innern eine von Knochensubstanz umgebene Keimhöhle haben und, soweit sie aus dem Zahnfleische hervorragen, von Schmelz bedeckt sind. Dieser ist im vollkommenen Zustande milchweiss, durchscheinend, glänzend und äusserst hart; bei einigen Fischen auch gelbbraun, hornartig und weniger fest. Die Pflasterzähne von Sparus, die Zähne des Hechtes und der Haie, die hieher gehören, zeigen den Schmelz am mächtigsten ausgebildet.

Befestigt sind die Zähne nach Born:

I. im Zahnfleische

II. in Alveolen eingekeilt,

III. durch Epiphysen auf dem Knochen

IV. an der Wurzel mit dem Knochen verschmolzen.

Die Fischzähne entwickeln sich nach ihm alle in Säckchen, mit Ausnahme der Cyclostomen und Gymnodonten. Ein solches Säckchen soll aus 2 Häutchen bestehen und unten mit dem Zahnfleische zusammenhängen.

Etliche Jahre später wurden jedoch mit verbesserten Methoden von berühmten Forschern die Zähne, besonders auch diejenigen niederer Wirbelthiere einer eingehenden histologischen Untersuchung unterworfen. Man fand, dass das Dentin nicht eine Fasersubstanz sei, sondern dass dasselbe von röhrenförmigen Fasern, die sich verästeln,

durchzogen wird. Ferner fand man bei den meisten niederen Wirbelthieren Schmelz und ein denselben erzeugendes Organ, das Schmelzorgan.

Die Bildung des Dentins, das man sich bisher als eine Abscheidung der Papille dachte, wurde jetzt als eine allmähliche von aussen nach innen fortschreitende Verkalkung beschrieben.

Owen (1845) spricht den meisten Fischzähnen den Schmelz ab und deshalb nach der Ansicht jener Zeit natürlich auch die Entwicklung im Zahnsäckchen. Er macht nur eine Ausnahme. So beschreibt er bei Hecht und Karpfen ein geschlossenes Zahnsäckchen; er denkt sich das geschlossene Zahnsäckchen sei so zustande gekommen, dass die Papille von der Membran, aus der sie entsteht, umwachsen wird. Dieses Zahnsäckchen soll nun nach seiner Beschreibung bei Esox und Cyprinus frei in der Mucosa liegen.

Im Dentin beschreibt Owen 2 Arten von Kanälen: 1. grössere Kanäle, die Blutgefässe beherbergen;

2. kleinere, die aus ersteren entspringen, die eigentlichen Zahnbeinröhrchen.

Ferner unterscheidet Owen 3 Arten von Zahnbein, die meist bei einem Fischzahne anzutreffen seien: Vascular Dentin oder Vasodentin nennt er den inneren Theil des Zahnbeins, welcher die grösseren und kleineren Kanäle heherbergt. Als zweite Schicht liegt auf demselben das sogenannte einfache Dentin, welches nur Zahnröhrchen enthält, die meistens parallel nach der Peripherie zulaufen. Die letzte oberflächlichste Schicht ist das Vitrodentin. Hier finden sich äusserst feine Kanäle nahe bei einander, die ganz parallel verlaufen. Das Vitrodentin bildet einen sehr harten, durchscheinenden, schmelzartigen Ueberzug.

A. Retzius (1837) untersuchte embryologisch und histologisch verschiedene Fischzähne; er beschreibt folgende Resultate: Die Zahnknochen von Sparus Rondeletii und Balistes Vetula gleichen in ihrem inneren Bau am meisten denen der Säugethiere und der Amphibien. Der Zahnknochen wäre hier weiss und hart wie Elfenbein und zeige unter dem Miskroskope schöne, regelmässige, freie und parallele Stammröhren. Bei Esox lucius konnte er keine Schmelzbedeckung finden. Den Zahnknochen des Hechtes theilt er ein in einen inneren mit grossen Röhren versehenen Kern und einen äusseren dünneren Theil, welch' letzterer die Bedeckung des ersteren bildet und mit feinen parallelen Röhren versehen ist. Das äusserste Stratum von Zahnknochensubstanz giebt den Durchschnitten des Hechtzahnes ein eigenes hübsches Ansehen und ähnelt bei schwacher Vergrösserung einer Schmelzschicht. Auch die Härte der äussersten Oberfläche liess ihn vermuthen, dass Schmelz vorhanden wäre; doch konnte er ihn mikroskopisch nicht nachweisen.

Die Zähne des Cyprinus Idus besitzen nach seiner Beschreibung eine grosse Cavitas pulpae, welche sich zum Theil auch noch in den unterliegenden Knochen weiter fortsetzt. Schmelz konnte er hier ebenfalls nicht nachweisen.

Fr. Leydig (1867) vermisste bei den Zähnen der Fische und Amphibien das Schmelzorgan und den daraus sich entwickelnden Schmelz. Er kommt zu dem Schlusse, dass die Zähne niederer Wirbelthiere nichts anderes wären, als verkalkte freistehende Papillen. In seiner Arbeit: „Ueber die Molche der würtenbergischen Fauna" vertritt er über die Entstehung der Zähne niederer Wirbelthiere die Ansicht: Hier entstünden die Zähne am Grunde des Schleimhautepithels im Innern eines Konglomerates von Epithelzellen. In der Mitte dieses Zellhaufens weichen die Zellen zu einer Spalte auseinander. Die Zellen, welche die Wand dieser Spalte bilden, scheiden eine erhärtende Zahnmasse ab, die den Grund zum späteren Zahne legt. Der Zahn besteht nach seiner Meinung nur aus epithelialen Elementen; er ist also ausschliesslich ein Produkt des Epithels.

Eine ähnliche Ansicht vertritt viel später auch Klaatsch 1894.

Kölliker (1859) spricht den Fischzähnen ebenfalls den Schmelz ab und deutet die periphere Schicht des Zahnes als verdichtetes Dentin, in welchem die Dentinröhrchen entweder ganz fehlen oder nur rudimentär vorhanden seien.

O. Hertwig (1874) beschreibt bei den Selachierzähnen Schmelz, der von zahlreichen feinen Röhrchen durchzogen wird. Diese sind sowohl an Schliffen als dunkle mit Luft erfüllte Kanälchen, als auch mit gleicher Deutlichkeit an Schnitten durch entkalkte Zähne als feinste Röhrchen mit einer besonderen festeren Wandung wahrzunehmen. Sie sind Fortsetzungen und die feinsten Endästchen der Zahnbeinröhrchen.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht wurden folgende Ergebnisse geliefert:

Leydig (1857) war der Ansicht, dass die Fischzähne sich nicht in Säckchen entwickeln und sprach ihnen auch, wie schon oben bemerkt, Schmelz und Cement ab.

Milne Edwards (1860) beurtheilt die Einsenkung der Zähne in das unterliegende Bindegewebe als sehr wichtig. Diesen Umstand benützt er auch als Eintheilungsprincip und sondert die Zähne in zwei Gruppen:

Die eine Gruppe, in welcher die Zähne frei auf der Schleimhaut aus freien Papillen entstehen, nennt er dents phanerogenètes. Dieselben Zähnchen nennt er auch dents gymnosomes, weil hier das Zahnbein entblösst sein soll. Er bemerkt an diesen Zähnen eine Art Glasur, erklärt aber ausdrücklich, dass dies kein Schmelz sei, sondern nur eine festere Rindenschicht des Dentins, nämlich Vitrodentin.

Die II. Abtheilung nennt er dents cystigenètes. Die Zähne ent-

wickeln sich hier im unterliegenden Bindegewebe und zwar in Säckchen; sie besitzen Schmelz, Dentin und Cement.

Bevor ich nun auf die epochemachende Arbeit O. Hertwig's näher eingehe, möchte ich bemerken, dass schon von früheren Forschern die Vermuthung ausgesprochen wurde, dass die Schuppen der Haie den Zähnen homologe Gebilde wären. So stellten diese Hypothese Williamson, Huxley, Leydig, Gegenbaur auf, doch keiner hat den wirklichen Nachweis dafür geliefert. Diese Hypothese nun zur unumstösslichen Wahrheit gestempelt zu haben, ist das grosse Verdienst O. Hertwig's. Die Ergebnisse, die Hertwig in seiner Arbeit: „Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier" niedergelegt hatte, sind kurz gefasst folgende:

Die Entwicklung der Haifischzähne beginnt mit der Bildung einer Zahnleiste am Innenrand der Kiefer. Diese ist der als Schmelzkeim bezeichneten Epithelleiste der Säugethiere homolog und durch Anpassung an den Zahnwechsel entstanden. An der Aussenseite der Leiste entstehen die Zahnanlagen in gleicher Weise, wie die Placoidschuppen auf der freien Hautoberfläche. Die Entwicklung der Säugethierzähne von den Schmelzkeimen ist im ganzen dieselbe und weicht nur in untergeordneten Umständen ab. Die Entwicklung der Zahngewebe ist bei den Selachiern dieselbe, wie bei den Säugethierzähnen und stimmt vollkommen mit der Entwicklung, welche Hertwig für die gleichen Gewebe der Placoidschuppen aufgestellt hat, überein.

Die Placoidschuppen und Zähne der Selachier sind homologe Bildungen d. h. sie sind aus einer ursprünglich vollkommen gleichen Uranlage durch Differenzirung entstanden.

Heincke (1873) hatte eine grosse Anzahl von Fischen histologisch und embryologisch untersucht und viele Thatsachen festgestellt, die auch heute noch unumstösslich sind. Uns interessiren hier am meisten seine Resultate über Esox und Cyprinus. Da er aber keine Embryonen zur Verfügung hatte, so beschränkte er sich meist auf histologische Untersuchungen, die ich hier in Kürze wiedergeben werde:

Zunächst beschreibt Heincke bei den Cyprinoiden, dass die Ersatzzähne durch Einwucherung eines Epithelzapfens in das Bindegewebe entstehen. Das Ende des Zapfens ist kolbig verdickt, ihm entgegen wächst das Bindegewebe; dasselbe stülpt den Epithelkolben ein, und es bildet sich das Epithelorgan. Er beschreibt beim Epithelorgan 2 Schichten, eine innere mit hohen cylindrischen Zellen, welche er Schmelzmembran benennt; eine äussere, die an das umliegende Bindegewebe angrenzt und aus mehreren rundlichen Zelllagen besteht. Die letztere Schicht nennt er äusseres Epithel. — Eine Schmelzpulpa konnte er nicht finden. Heincke glaubt, dass der Schmelz am ausgewachsenen Thiere nicht mehr vorhanden ist; dagegen ist er bei dem noch nicht durchgebrochenen Zahne zu finden. Ueber die Schmelzbildung selbst kam er

zu keinem bestimmten Resultate; doch neigte er sich zur Ansicht Kollmann's hin, dass der Schmelz ein Abscheidungsprodukt der Schmelzzellen sei.

Ueber die Verkalkung der Papille schreibt er, dass die Struktur des Dentins längst fertig gebildet sei, ehe es auch nur eine Spur von Kalksalzen aufzuweisen vermöge. Die Ablagerung der Kalksalze beginnt immer an irgend einem Punkte, wahrscheinlich gleichzeitig auf einer grösseren Strecke in der Mitte des Dentins und schreitet von da nach aussen und innen fort. Zuerst wird von der fortschreitenden Verkalkung die äussere Grenze des Dentins erreicht.

Ueber die Zähne des Esox lucius bemerkt er: „Alle Zähne des Hechtes haben wirklichen Schmelz; er bekleidet nur in sehr geringer Masse die äusserste Spitze des Zahnes. Seine äusserste Schicht setzt sich als feines strukturloses Häutchen noch eine Strecke von der Spitze aus auf den Zahn fort, und so kommt es, dass die obersten Partien des Zahnes wegen dieser harten Schmelzbekleidung eine bedeutende Resistenzkraft erlangen.

Die Ersatzzähne des Hechtes entwickeln sich in der Weise, dass ein schräg nach unten gerichteter Epithelzapfen in das unterliegende Bindegewebe einwuchert. Eine Bindegewebsparthie wächst dem Epithelzapfen entgegen und stülpt ihn von unten her ein. Wie bei den Cyprinoiden besteht das Schmelzorgan aus 2 Schichten. Die innerste Schicht besteht aus cylindrischen Zellen, die äussere Schicht aus gewöhnlichen Epithelzellen.“ Heincke lässt sich noch in verschiedene histologische Details ein, die ich, da sie zu weit führen würden, hier nicht angeben kann.

Ende der 80er Jahre erschienen nun die ersten Arbeiten C. Röse's. Derselbe hat in einer grossen Reihe von Arbeiten, die bis in die jüngste Zeit herein datiren, eine grosse Anzahl von neuen Thatsachen konstatirt. In äusserster Kürze will ich das wiederbringen, was er über Fischbezahnung publicirt hat.

Röse ist der Ansicht, dass das Epithel den ersten Anstoss zur Zahn- und Schuppenbildung abgiebt, ganz ähnlich wie bei der Bildung von Haar und Nägeln. Das unterliegende Bindegewebe antwortet allerdings sofort mit einer entsprechenden Wucherung von Rundzellen. Es findet immer eine gleichzeitige, gegen einander gerichtete Wucherung von Epithel und Bindegewebe statt.

Die ersten Zähnchen der Knochenfische, der Ganoiden und ebenso auch der geschwänzten Amphibien bilden sich ganz nach Art der Placoidschuppen als einfache Papillen im Bereiche der Kieferschleimhaut. Röse bezeichnet dieses ursprüngliche Verhalten der Zahnentwicklung als „placoides Stadium“ oder als „Stadium der freien Papillenbildung“ und versteht darunter jenen Zustand, in dem die Zahnpapille über die tiefst gelegene Cylinderzellenschicht

ins Epithel hinein und manchmal sogar halbkugelig über die Epitheloberfläche emporragt. Erst der Nachweis dieses placoiden Stadiums der Zahnentwicklung bringt den endgültigen Beweis, dass auch die Zähne der genannten Thiergruppen ursprünglich aus einfachen Hautschuppen entstanden sein müssen. Die Ersatzzähne der Knochenfische bilden sich in der Tiefe der Schleimhaut, theils an einer zusammenhängenden Zahnleiste, theils an gesonderten Epithelzapfen. Wenn mehrere solche Zapfen dicht neben einander liegen und an ihrer Basis theilweise in einander laufen, dann entsteht ein Uebergangsstadium zur ausgeprägten Zahnleistenbildung. —

Bei mehrreihiger Zahnstellung der Knochenfische werden entweder sämmtliche Zähne von einer gemeinsamen Zahnleiste gebildet, ähnlich wie bei den Haifischen und bei den Parasphenoid-Zahnplatten gewisser Amphibien: oder aber jede einzelne Zahnreihe hat ihre eigene, mehr oder weniger vollständige Zahnleiste. — Die placoiden Schleimhautzähnchen bilden die ursprünglichste Zahnform, aus der alle übrigen sich entwickelt haben müssen.

Die einfachsten Zähne sind die Kegelzähne der Fische und kiemenathmenden Amphibien. Der Kegelzahn dient lediglich dem Erfassen und Festhalten der Nahrung. Jede Aenderung der Nahrung bedingt gleichzeitig eine Aenderung der Zahnform. Schon bei den Fischen finden sich vielfach grössere und zusammengesetzte Zahnformen, die von der ursprünglichen Kegelgestalt sehr abweichen. Diese grösseren Zahngebilde dienen dazu, die aufgenommene thierische oder pflanzliche Nahrung bereits im Munde zu zerkleinern und damit den Magen zu entlasten. Pflanzen fressende Thiere haben im Allgemeinen die höchst entwickelten Zähne. Bei den Fischen, Amphibien, und selbst noch bei den Reptilien hie und da, ist die ganze Mundschleimhaut imstande, Zähne zu bilden. Demnach finden sich bei diesen Thieren gelegentlich Zähne auf allen Belegknochen der Mundhöhle. Bei manchen Knochenfischen stehen die Zähne hechel- oder bürstenförmig dicht neben einander, und zwar entweder ganz unregelmässig durcheinander, meistens jedoch in mehr oder minder deutlichen Parallelreihen. Bei den vielzahnigen Haifischen sind diese sehr deutlich erkennbar. Die Zähne einer solchen Reihe bilden sich ungefähr gleichzeitig an der Zahnleiste. Jede derartige Querreihe von neben einander stehenden Zähnen bildet eine Zahnreihe oder Dentition. Bei den älteren Haifischformen stehen die Zähne in gerader Reihe hinter einander, bei den jüngeren Formen dagegen in schrägen Reihen. Letztere Zahnstellung, die sogenannte Quincunxstellung, herrscht wie Röse in Uebereinstimmung mit Schwalbe hervorheben will, bei allen höheren Wirbelthieren bis herauf zum Menschen vor. Röse stellt den Satz auf, dass die Anwesenheit einer wohl ausgeprägten Zahnleiste an und für sich beweist, dass das betreffende Thier entweder selbst mehrere Zahnreihen

besitzt, oder dass es doch von Vorfahren abstammt, die mehrere regelmässige Zahnreihen (Dentitionen) besessen haben. Bei denjenigen Wirbelthieren, welche ausser den Kieferzähnen auch noch Gaumenzähne besitzen, die in Reihen angeordnet sind, entwickelt sich die Gaumenzahnleiste völlig unabhängig von der Kieferzahnleiste.

Diejenigen Fische und Amphibien, welche zahlreiche, kleine Kegelzähne besitzen, haben einen sehr lebhaften Zahnwechsel. Die kleinen Zähnchen werden rasch abgenützt und müssen durch neue ersetzt werden. Es liegen bisher keine genauen Beobachtungen darüber vor, wie viele Zahnreihen oder Dentitionen bei den tiefer stehenden Wirbelthieren überhaupt vorkommen können; doch beläuft sich ihre Zahl bei manchen Thieren sicherlich auf 100 und noch mehr. Je grösser, und vor allem je sorgfältiger ausgebildet die einzelnen Zähne sind, um so länger bleiben sie in Thätigkeit und um so mehr beschränkt sich die Häufigkeit des Zahnwechsels.

Fast gleichzeitig mit Röse's eben citirter Arbeit gab Albertina Carlsson 1894 eine ziemlich umfangreiche Abhandlung „über die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen" heraus. Dieselbe untersuchte 11 Embryonen verschiedener Teleostier und kam zu Resultaten, die ich weiter unten anführen werde.

Gleich hier möchte ich bemerken, dass manche der von Carlsson beschriebenen Thatsachen mit meinen Resultaten nicht übereinstimmen; die diesbezüglichen Punkte werde ich jedoch erst im Laufe der Ausführung auseinandersetzen. In der Nachschrift ihrer Arbeit kommt Carlsson in eine Kontroverse mit Röse bezüglich der ersten Anlage der Zähne bei den Teleostiern; sie bestreitet nämlich ein freies Papillenstadium, stellt aber auf ihren Zeichnungen zweifelsohne freie Papillen dar. Nach meiner Ansicht stimmen die Untersuchungen von Röse und Carlsson in den wirklichen Thatsachen völlig überein. Es handelt sich lediglich um einen Wortstreit darüber, was unter dem „placoiden Stadium" Röse's zu verstehen ist.

Die Ergebnisse von Carlsson sind folgende:

I. Eine Schmelzleiste zieht sich ununterbrochen über die ganze Länge der zahntragenden Knochen.

II. Die Schmelzleiste ist durch eine ansehnliche Breite gekennzeichnet.

III. Der erste Anstoss der Zahnbildung geht vom Boden der Schmelzleiste und zwar durch Verlängerung der Zellen derselben aus.

IV. Die Zähne legen sich im Embryonalstadium nicht in einer ununterbrochenen Reihe an, sondern aus der unverbrauchten Schmelzleiste entwickeln sich später zwischen den zuerst entstandenen Zähnen neue.

V. Die Schmelzleiste bleibt das ganze Leben hindurch bestehen,

kann aber bisweilen im mittleren Theile des Kiefers zwischen den Zähnen resorbirt werden. (Esox.)

VI. Die Schmelzkeime der Ersatzzähne gehen entweder vom Boden oder von der lingualen Seite der Schmelzleiste aus.

VII. Eine Schmelzpulpa fehlt.

VIII. Bisweilen finden sich in jüngeren Stadien mehr Zahnanlagen resp. Zähne als beim erwachsenen Thiere.

IX. Die Abschnürung der Zahnanlagen von der Schmelzleiste findet sehr spät statt.

X. Die Zahnbildung steht, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Amphibien, in keinem Zusammenhang mit dem Auftreten der zahntragenden Knochen, sondern Dentin und Knochen bilden sich unabhängig von einander.

Eigene Untersuchungen.

Esox lucius L.

Die Hechtembryonen, die in einer vollständigen Entwicklungsreihe vorhanden waren, wurden in lückenlose Serienschnitte zerlegt, und zwar betrug die Dicke des Schnittes 5 μ. Die Serien der älteren Thiere, an welchen die Ersatzzähne studirt werden sollten, wurden 15—20 μ dick geschnitten. Die älteren Thiere entkalkte ich mit 3—4 % Trichloressigsäure; die Entkalkung war gewöhnlich nach 24—36 Stunden eingetreten. Als Färbungsmittel wurde Alauncochenille benützt; nachgefärbt wurden nur die Embryonen und zwar mit Bleu de Lyon. Der embryonale Knorpel und die ersten Anlagen des Dentins färben sich bei dieser Methode sehr schön hellblau.

Die Hechteier erhielt ich aus der Fischzuchtanstalt Starnberg; sie wurden dort künstlich befruchtet und im anatomischen Institute zu München in einem Brutapparat weitergezüchtet, sodass stündlich die fortschreitende Entwicklung beobachtet werden konnte.

Bevor ich jedoch auf die mikroskopischen Verhältnisse näher eingehe, möchte ich hier zum besseren Verständnisse die makroskopischen Verhältnisse beim erwachsenen Thiere ganz kurz angeben. Nach Siebold verhalten sich die Zähne des Esox folgendermaassen: Das Maul ist weit gespalten, oben am Gaumen mit vielen Hechelzähnen, unten auf dem Unterkiefer mit einzelnen grossen Zähnen. Die zahlreichen Zähne seines weiten Maules sind sehr verschieden gebildet. Am oberen Theile des Maules tragen die beiden Zwischenkiefer und Gaumenbeine viele hinter einander stehende grössere Hechelzähne, während der Vomerknochen und das Zungenbein mit feinen Bürstenzähnen ausgestattet sind und der Unterkiefer derbe konische, nach rückwärts gebogene Zähne von ungleicher Grösse enthält.

Am 16. Tage nach der Befruchtung waren die meisten Eier geplatzt und die Embryonen ausgeschlüpft.

Die Stadien vor dem Austreten wurden, nachdem sie aus den Eiern geschält waren, in Pikrinsublimat fixirt.

Pikrinsäure 1 Vol.
Sublimat 1 Vol.
Aqua dest. 2 Vol.

Erst am 23. Tage nach der Befruchtung zeigten sich die ersten Spuren einer beginnenden Zahnentwicklung und zwar im Oberkiefer sowohl als im Unterkiefer.[1])

Stadium A: Esox lucius L. 23 Tage alt, 9,5 mm lang. Knorpel ist bereits entwickelt und hat annähernd die Gestalt einer Bohne. Die Epithelzellen des rete Malpighii im Bereiche des vorderen

Abbildung 1.

Esox lucius L. 9,5 mm lang. 23 Tage nach der Befruchtung. Grössere der beiden vorderen ersten Zahnanlagen im Oberkiefer Z_1, links genau durch die Mitte der Papille, rechts in schiefer Richtung getroffen.

Ep = Kieferepithel. Ep_1 = Epithelfalte des Oberkiefers. *Ca* = Knorpel. Vergrösserung = 375.

Theiles des Os maxillare verlängern sich um das Doppelte ihrer gewöhnlichen Länge und wölben gleichzeitig die über ihnen gelegenen unveränderten, jedoch etwas vermehrten Epithelzellen über das Niveau der übrigen Epithelpartie hervor. Gleichzeitig merkt man im Binde-

[1]) Das späte Auftreten der ersten placoiden Zahnanlagen erklärt sich durch den langen Verbleib des Dottersackes; der 2 Monate alte Embryo ist immer noch im Besitze eines ansehnlichen Dottersackes.

gewebe eine Zellvermehrung, welche wohl darauf zurückzuführen ist, dass durch den Reiz der Epithelverdickung auch das Bindegewebe angeregt wurde, neue Zellen zu bilden. Der dem Mesoderm angrenzende Theil des Epithels der ersten Zahnanlage hat vier Mesodermzellen umwachsen und damit die erste Andeutung zur späteren Zahnpapille gegeben. Diese erste Zahnanlage ist noch sehr winzig und nur auf fünf Schnitten sichtbar. Die untersten Zellen, welche an diese erste Zahnanlage angrenzen, behalten noch eine ganz kurze Strecke ihre cylinderische Form bei, um allmälig, immer kürzer werdend, die gewöhnliche Form wieder anzunehmen. Dicht neben und hinter der ersten Zahnanlage folgt eine zweite noch kleinere, auf drei Schnitten sichtbar. Zwei Schnitte rückwärts beginnt dann die dritte grösste Zahnanlage,

Abbildung 2.

Esox lucius L. Embryo 9,5 mm lang. 23 Tage nach der Befruchtung. *Z* = hinterste, grösste der drei ersten Zahnanlagen im Oberkiefer. *Ep* = Kieferepithel. Ep_1 = Epithelfalte des Oberkiefers. Vergrösserung = 375.

welche auf zwölf Schnitten bemerkbar ist. Sehr deutlich ist hier die Aktivität des Epithels und das mehr passive Verhalten des Mesoderms zu erkennen.

Die Hechtzähne entwickeln sich nun nach diesen Thatsachen nach placoidem Typus und zeigen also die ursprünglichsten Verhältnisse, ganz homolog der Bildung der Haifischschuppen. Um die Verhältnisse klarer zur Anschauung zu bringen, habe ich ein Modell vom Oberkiefer des vorliegenden Stadiums bei 500 maliger Vergrösserung angefertigt. Abbildung 3 zeigt dieses Modell in verkleinertem Maassstabe. Man sieht deutlich die drei vorhandenen Zahnanlagen als runde Hügel über die Oberfläche des Epithels sich vorwölben, genau ebenso, wie Röse es an seinem ersten Modelle von der Entwicklung der Krokodilzähne dargestellt hat. Wir bemerken zwei grössere Anlagen und eine kleinere, alle mit ansehnlicher Mesodermpapille bereits versehen; auffälligerweise jedoch besitzt die grösste hinterste placoide Zahnanlage die flachste Mesodermpapille. Die Papillen stehen alle in schiefer Richtung im Epithel.

Im Unterkiefer ist in diesem Stadium von 9,5 mm Länge der Meckel'sche Knorpel ebenfalls schon entwickelt. Es sind zwei winzige Zahnanlagen vorhanden, die nur auf wenigen Schnitten sichtbar sind. Die erste ist nur auf zwei Schnitten zu bemerken. Das Epithel wird hiebei weniger vorgewölbt als im Oberkiefer; denn je kleiner die Zahnanlage, desto weniger werden die obersten Schichten des Epithels nach aussen vorgedrängt.

Vier Schnitte rückwärts findet sich zu derselben Zeit die zweite Zahnanlage, die ebenfalls sehr klein und auch nur auf drei Schnitten zu verfolgen ist. Die untersten Zellen des Epithels behalten nach jeder Zahnanlage noch einige Schnitte weiter rückwärts ihre hohe cylindrische Form bei; eine unregelmässige Anhäufung von cylindrischen Zellen hinter dem letzten Zahnkeim, die eine deutliche mit der Konvexität

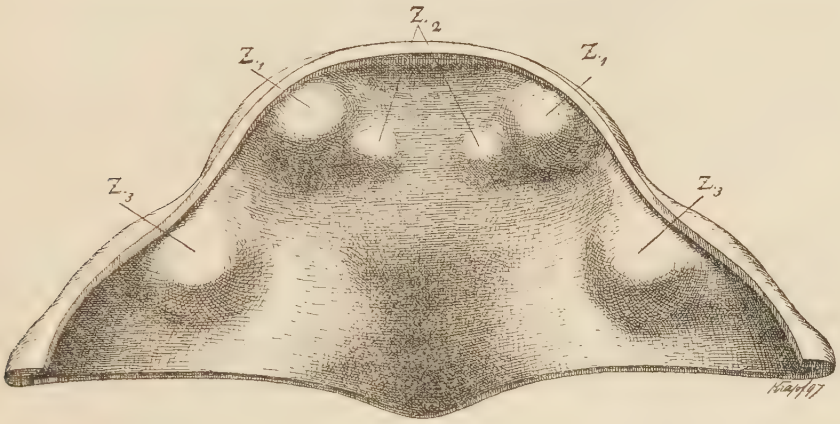

Abbildung 3.

Esox lucius L. Embryo 9,5 mm lang. 23 Tage nach der Befruchtung. Modell der 3 Zahnanlagen Z_1, Z_2, Z_3 bei 500facher Vergrösserung modellirt. Modell bei 188 × Vergrösserung wiedergegeben.

dem Mesoderm zugewandte Rinne bildet, und die Carlsson als Schmelzleiste ansehen will, habe ich bei Esox nicht wahrnehmen können.

Stadium B. 24 Tage alt; 1 cm lang. In diesem Stadium sehen wir im Oberkiefer links und rechts je drei Zahnanlagen, welche schon viel höher entwickelt sind, als diejenigen des vorigen Stadiums. Wir haben hier eine deutliche Papille, und das Schmelzorgan besteht bereits aus zwei Schichten; allerdings ist zwischen den beiden Epithellagen des Schmelzorgans noch keine Differenzirung eingetreten. Besonders gut ist hier zu bemerken, dass das Epithel in schiefer Richtung die Mesodermpapille umwächst, ein Verhalten, das Röse auch bei den Krokodilen beschrieben hat. Die zweite Anlage, kaudalwärts von der ersten liegend, ist etwas kleiner als die erste und steht auf dem Stadium der Entwicklung, wie die Zahnkeime im Stadium A.

Auch die dritte Zahnanlage hat keine weitere Aenderung erfahren und steht noch auf gleicher Entwicklungsstufe, wie im Stadium A.

Im Unterkiefer sehen wir dieselben zwei Anlagen, die bereits im vorigen Stadium beschrieben worden sind. Die erste Zahnanlage weist schon eine sehr ansehnliche Mesodermpapille auf; die zweite dagegen

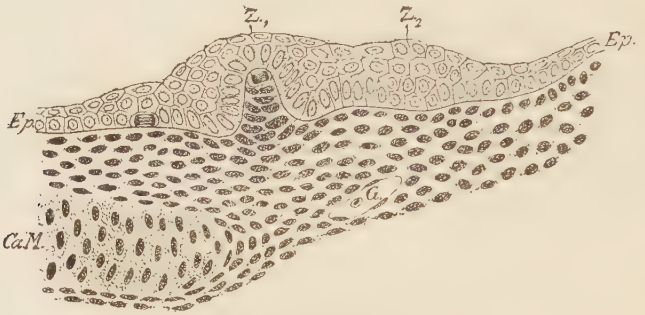

Abbildung 4.
Esox lucius L. 1,1 cm lang. Embryo 24 Tage nach der Befruchtung. 2 Zahnanlagen des Unterkiefers, Z_1, genau im Längsschnitte, Z_2 peripher getroffen. *Ep* = Kieferepithel. *Ca M* = Meckel'scher Knorpel. Vergrösserung = 375.

hat sich nur wenig weiter entwickelt; sie wölbt nur im geringen Masse das bedeckende Epithel vor. Die Cartilago Mekelii hat an Umfang zugenommen.

Stadium C. 26 Tage nach der Befruchtung 1,3 cm lang. Im Oberkiefer finden wir wiederum die 3 Zahnanlagen, jedoch weiter

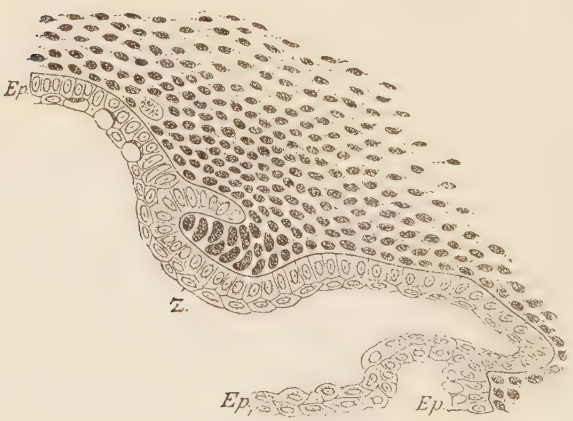

Abbildung 5.
Esox lucius L. Embryo 1,3 cm lang. 26 Tage nach der Befruchung. *Z* = dritte Zahnanlage des Oberkiefers entsprechend Z_3 der Abbildung 3. *Ep* = Kieferepithel. Ep_1 = Epithelfalte des Oberkiefers. Vergrösserung = 375.

entwickelt. Sehr deutlich ist hier schon das Bestreben der Zahnanlage sichtbar, ins Mesoderm hineinzusinken und zwar wiederum in schiefer Richtung, wie aus Abbildung 5 ersichtlich ist. Die Cylinderzellen des

inneren Epithelmantels haben eine sehr hohe Form angenommen. Die Mesodermpapille hat ihre künftige Gestalt bereits erreicht.

Im Unterkiefer sehen wir 2 Anlagen; die eine davon zeigt schon die ersten Spuren eines Zahnscherbchens; auch hat die erstere der Anlagen das Bestreben, ins Mesoderm hineinzuwuchern. Der MECKEL'sche Knorpel ist ansehnlich entwickelt.

Stadium D. 30 Tage nach der Befruchtung. 1,7 cm lang. Die Anlagen der Gaumenzähne sind hier sichtbar, und zwar legen sich 6 Zähnchen an. Es sind jedoch ausnahmslos placoide Zahnanlagen; doch zeigen sie alle schon die Tendenz, ins Mesoderm hinabzusinken. Besonders instruktiv sind die drei Anlagen im hinteren Abschnitte des Palatinum.

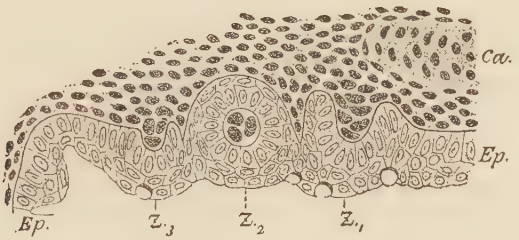

Abbildung 6.

Esox lucius L. Embryo 1,7 cm lang. 30 Tage nach der Befruchtuug. Erste Anlagen der Gaumenzähnchen. Z_1 u. Z_3 im Längsschnitte, Z_2 im schiefen Querschnitte getroffen.

Ep = Mundhöhlenepithel. *Ca* = Knorpel.

Vergrösserung = 375.

Hier ist die mittlere und grösste der drei Anlagen nahezu im Querschnitte getroffen, während die erste kleinste und die dritte beinahe längs durchschnitten sind.

Auch daran kann man wiederum sehr schön erkennen, wie die hohen cylindrischen Zellen des Epithelorgans noch eine kurze Zeit lang hinter der Anlage ihre hohe Form beibehalten, um dann allmälig zur Norm zurückzukehren.

Stadium E. Esox lucius L. 31 Tage nach der Befruchtung.

Hier sehen wir zum ersten Male die beiden Zahnanlagen im Oberkiefer, nämlich die zuerst angelegten Zahnanlagen, ossificirt. Besonders schön ist der Zahnsockel sichtbar, der Knochenspangen gegen den Knorpel entsendet. Sehr deutlich kann man verfolgen, wie Zelle um Zelle vom Knochen umschlossen wird. Auf der beigegebenen Abbildung ist von den beiden Anlagen die eine gerade im Längsschnitt, die andere im schiefen Querschnitt getroffen. Die Odontoblasten sind grosse unregelmässige Zellen mit grossen Kernen; die Zellen sind um die Hälfte breiter als lang. Die übrigen Zellen, welche die Pulpahöhe

ausfüllen, unterscheiden sich nur sehr wenig oder gar nicht von den Odontoblasten. Die ersten Zähnchen des Hechtes besitzen noch keinen ausgebildeten Schmelz.

An vollkommen gut gelungenen Schnitten liegt das Epithel der Zahnscheide dicht dem Zahnbeinkegel auf (Abb. 7). Doch haben die Epithelzellen an ihrer Basis eine sehr dünne, stärker lichtbrechende Cuticula ausgeschieden, welche dem Zahnbeinkegel fest aufliegt und sehr wahrscheinlich als Schmelzoberhäutchen bezeichnet werden kann. Denn nach Röse haben sämmtliche Zähne der Wirbelthiere, auch wenn sie keinen Schmelz besitzen, eine epitheliale Cuticula mit allen chemischen Eigenschaften des Schmelzoberhäutchens. Somit können wir wohl mit Recht auch die an den ersten auftretenden Hechtzähnen nachweisbare fast unmessbar dünne Cuticula als Schmelzoberhäutchen

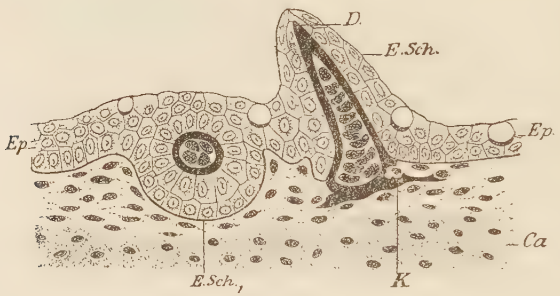

Abbildung 7.

Esox lucius L. Embryo 31 Tage nach der Befruchtung. Die beiden vorderen Zahnanlagen des Oberkiefers, eine im Längsschnitte, eine im schiefen Querschnitte. *D* = Zahnbein, *K* = Knöcherner Zahnsockel. *E. Sch.* = Epithelscheide im Längsschnitte, *E. Sch*$_1$ = Epithelscheide im Querschnitte. *Ca* = Knorpel. *Ep* = Kiefer-epithel.
Vergrösserung = 375.

ansehen. Sobald auf Zähnen Schmelz vorhanden ist, wird dieser bei der Entkalkung durch Säuren aufgelöst, und es entsteht ein Spalt zwischen der Spitze des Zahnbeinkegels und der bedeckenden Epithelscheide. Natürlich können solche Spalten auch durch mechanisches Abreissen des Epithels gelegentlich der Schnittführung entstehen. Man darf demnach die Anwesenheit solcher Spalten in den Schnitten nie als Beweis für das Vorhandensein von Schmelz betrachten. Findet sich aber in diesem oder jenem gut gelungenen Schnitte kein Spalt zwischen Zahnbeinkegel und Epithelscheide, dann kann man hieraus mit Sicherheit schliessen, dass kein ausgebildeter Schmelz vorhanden war.

Heincke nimmt an, dass die Schmelzbildung bei Esox schon sehr frühzeitig vollendet wird. Hierzu möchte ich bemerken, dass dieser

Autor keine Embryonen untersucht hat und deshalb diese seine Ausführungen über den Schmelz nur Muthmaassungen sein können.

Eine Schmelzpulpa zeigt sich bei den jüngsten Zahnanlagen nicht. Carlsson nimmt an, dass eine Schmelzpulpa erst bei den Reptilien vorkomme; indessen finden sich doch, wie wir weiter sehen werden, Andeutungen derselben auch beim Hechte.

Die Ossifikation der Zähne tritt viel früher auf, als die Verknöcherung des Kiefers; es geht, wie schon oben bemerkt, die Verknöcherung der Kiefer vom Zahnsockel aus. Es findet somit die Hertwig'sche Theorie aufs Neue Bestätigung, dass die Kieferknochen ein Produkt der Zähne wären und ursprünglich nur aus deren Zahnsockeln entstanden seien.

Die Zahnproduktion ist, wie wir gesehen haben, im Oberkiefer eine etwas grössere, als im Unterkiefer. Wir haben in diesem Stadium im Oberkiefer ca. 10 Zahnanlagen, während im Unterkiefer nur sechs vorhanden sind. Die verschiedenen Zahnanlagen im Oberkiefer, wie im Unterkiefer sind theils mehr, theils weniger ossificirt.

Ersatzzähne von Esox lucius L.

Die Ersatzzähne wurden an älteren Exemplaren untersucht, da hier die diesbezüglichen Verhältnisse weit übersichtlicher sind, als an Embryonen und ferner, weil dieselben an älteren Thieren in grösserer Anzahl vorhanden sind. Bevor ich jedoch in die Details eingehe, möchte ich gleich vorausschicken, dass bei Esox die Anlage der Ersatzzähne im Allgemeinen keine gleichmässige ist. So unterscheiden sich die Anlagen der Gaumen- resp. Ober- und Unterkieferzähne in hohem Maasse. Ich glaube, diesen Umstand wohl darauf zurückführen zu dürfen, dass die Funktion der betreffenden Zähne eine verschiedene ist. Die Zähne des Ober- wie Unterkiefers sind wohl für den Hecht als Raubfisch zum Beutefang die wichtigsten; sie dienen zum Erhaschen und Festhalten der Beute. Die Gaumenzähne dagegen sind mit dem Knochen nicht fest verwachsen und sogar von vorne nach hinten umlegbar. Erhascht der Hecht die Beute, so legen sich die Zähnchen nach rückwärts um und lassen den Raub nach hinten gleiten. Dann richten sie sich sofort wieder auf und verhindern ein eventuelles Entgleiten der Beute, da die betreffenden Zähnchen dem Drucke von hinten nach vorne widerstehen und gleichsam eine undurchdringliche Pallisadenmauer bilden. Auch die Grössenverhältnisse der einzelnen Zahngruppen sind so verschiedener Art, dass die Annahme berechtigt erscheint, dass die verschiedenen Zahngruppen auch verschiedene Funktionen zu verrichten haben. Ebenso, wie die in die Augen fallenden äusseren Differenzen unterscheidet sich auch die Art

der Anlage der Gaumen- bezw. Ober- und Unterkieferzähne. Dort, wo es gilt, feste, solid gebaute Zähne zu bilden, wie im Ober- und Unterkiefer, finden wir auch dicke Epithelzapfen, die tief ins Mesoderm hineinwuchern.

Die Gaumenzähne jedoch, die sehr leicht der Abnutzung ob ihrer geringen Widerstandsfähigkeit anheimfallen, entwickeln sich fast ganz oberflächlich, fast direkt unter dem Epithel. Wenn auf dem Palatinum überhaupt Zapfen vorhanden sind, so sind dieselben sehr kurz und dünn. Besonders schön kann man am Palatinum verfolgen, wie neue Zähne zwischen den alten entstehen. Diesen Umstand bei Knochenfischen erwähnt auch Carlsson; doch ist hierbei die Einschaltung zu machen, dass diese Entwicklung nicht überall vorkommt. So beobachtete ich diese Erscheinung nur an den Gaumenzähnen bei Esox lucius L; nie bekam ich ähnliche Bilder vom Ober- und Unterkiefer.

Am Palatinum ist noch charakteristisch, dass für einen funktionirenden Zahn selten mehr als ein Ersatzzahn angelegt wird, während im Ober- wie im Unterkiefer meist gleichzeitig mehrere Ersatzzähne für einen funktionirenden Zahn sich vorfinden. Letztere Art der Entwicklung beobachtete auch Carlsson bei den Salmoniden. Sie glaubt, diesen Modus der Entwicklung darauf zurückführen zu dürfen, dass die funktionirenden Zähne zu rasch abgenützt werden.

Vielleicht dürfte auch folgender Umstand für die gleichzeitige Mehranlage von Ersatzzähnen bestimmend sein: Es handelt sich hier um Ersatzzähne fester, wohl ausgebildeter Zähne. Um nun diese Eigenschaft zu erlangen, bedürfen die Ersatzzähne einer längeren Zeit, um ihre Entwicklung vollständig durchmachen zu können. Deshalb entwickeln sich gleich mehrere Ersatzzähne an einem gemeinsamen Epithelzapfen. Die betreffenden Ersatzzähne stehen nun nicht alle im gleichen Entwicklungsalter; stets ist der dem funktionirenden am entferntesten gelegene Zahn der jüngste.

Sehr instruktive Bilder erhält man zur Demonstration der Verhältnisse zwischen Zahn und Ersatzzahn an Flächenschnitten. Man sieht auf beigegebener Abbildung ganz genau, dass jeder Zahn für sich allein einen mehr oder minder umfangreichen Epithelzapfen in die Tiefe, d. h. in das Mesoderm sendet, um hier die Anlage seines Ersatzzahnes ausbilden zu können. In den meisten Fällen sieht man zwei Ersatzzähne in verschiedenem Entwicklungsalter an dem betreffenden Zapfen; doch hie und da bemerkt man auch noch eine dritte Anlage, die gewöhnlich noch nicht verkalkt ist. Die Zapfen selbst sind mehr oder minder lang und zeigen öfters spiralige Windungen, die Heincke auch bei den Karpfen beobachtete und sie als „korkzieherartige Windungen“ beschreibt. Diese spiraligen Windungen dürften wohl durch den Widerstand entstehen, die einerseits das Binde-

gewebe dem Epithel entgegensetzt, anderseits durch die Energie des Epithels, denselben zu überwinden. Die Ersatzzähne des Hechtes entwickeln sich also an einzelnen Zapfen, die mit einander nicht zu einer zusammenhängenden Zahnleiste verbunden sind. Die Zapfen entstehen aus den untersten Lagen des Epithels und zwar auf der lingualen Seite des funktionirenden Zahnes. Von einer gemeinsamen Epithelleiste, wie sie Carlsson beschreibt, kann also nach diesen meinen Präparaten wohl keine Rede sein. Carlsson ist wohl durch ihr Präparat, das sicher ein Schiefschnitt ist, irre geführt worden. Was sie an ihrer Abbildung als Reste der Schmelzleiste anführt, sind nichts anderes als Schiefschnitte der in Abbildung 8 dargestellten Zapfen.

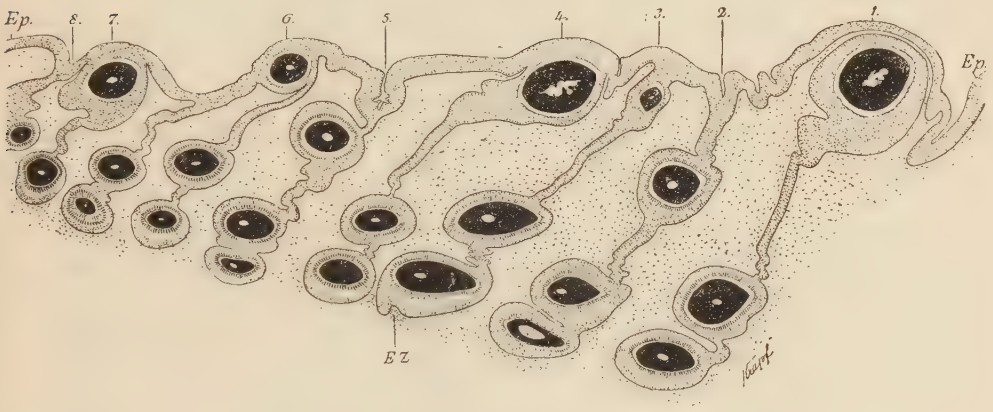

Abbildung 8.

Esox lucius L. Junges Thier. Flächenschnitt durch die Zahnanlagen des Unterkiefers. *Ep* = Kieferepithel. 1—8 = Kieferzähne im Zusammenhange mit ihrem Zahnersatzzapfen. *E. Z.* = ganz junge Ersatzzahnanlage. Vergrösserung = 34.

Carlsson giebt nun ferner an, da sie beim Hecht in späteren Stadien im mittleren Theile des Unterkiefers, wo die Zähne ihre bedeutendste Grösse erreichen, die Schmelzleiste nicht mehr nachweisen konnte, dass diese zwischen den Zähnen resorbirt werden könne. Auf dem Palatinum findet sich nach ihrer Darstellung nicht eine breite, alle Zahnreihen umfassende Schmelzleiste, sondern mehrere Leisten, die ohne Verbindung mit einander verlaufen.

Auch aus diesen widersprechenden Angaben ergibt sich wohl mit Evidenz, dass Carlsson bei der Deutung ihrer Präparate sich irre leiten liess.

Auf Grund meiner Präparate, von denen eines in Abbildung 8 dargestellt ist, kann ich mit Sicherheit feststellen, dass die Ersatz-

zähne des Hechtes sich nicht an einer gemeinsamen Leiste bilden, sondern jeder Kieferzahn seinen eigenen Zapfen in die Tiefe sendet; die einzelnen Zapfen stehen in keiner Weise mit einander in Verbindung. Die Entstehung der Kieferzähne an einzelnen Epithelzapfen bildet gewissermaassen ein Vorstadium zur Bildung einer gemeinsamen Zahnleiste, wie dieselbe bei den höheren Wirbelthieren vorhanden ist. Durch seitliche Verschmelzung der (in Abbildung 8) dargestellten Epithelzapfen zu einer gemeinsamen Epithelplatte würde eben die Zahnleiste der höheren Vertebraten zu Stande kommen.

Der Einwurf, dass die von Carlsson beschriebene Epithelleiste eventuell im Epithel selbst verlaufe und von hier aus erst die einzelnen Zapfen ausgingen, muss sofort bei Betrachtung der Abbildung 8 fallen gelassen werden; denn erstens ist der Dickendurchmesser des Epithels in keiner Weise verändert und zweitens sehen wir im Epithel von Zeit zu Zeit tiefe Einkerbungen, die nie entstehen könnten, wenn eine zusammenhängende Leiste im Epithel verlaufen würde. Als letzter Punkt sei noch hervorzuheben, dass nach jedem Zapfen, den das Epithel in die Tiefe sendet, das anschliessende Schleimhautepithel scharf sich abgrenzt.

Je älter die einzelnen Ersatzzahnanlagen sind, in desto grösserer Entfernung stehen sie an dem Zapfen von einander; je jünger, desto geringer ist das Intervall zwischen den Ersatzzähnen. Diese Verhältnisse lassen sich leicht aus Abbildung 8 ersehen. An der Peripherie des zu Zahn 3 gehörigen zweiten Ersatzzahnes (Abb. 8) bemerken wir eine noch verhältnissmässig kleine Zahnanlage, die scheinbar vom Epithelorgan des zweiten Ersatzzahnes sich bildet. Diesen Umstand beschreiben Tomes und Heincke und geben dafür die Deutung, dass der Keim eines Ersatzzahnes vom Schmelzkeim des vorausgehenden Zahnes ausgehe. Dieses aber ist sicher ein Irrthum; denn die Zusammengehörigkeit der beiden Zähne ist nur eine scheinbare; ein Zusammenhang besteht nicht. Der Grund des Irrthums der beiden oben erwähnten Forscher ist sehr leicht erklärlich, wenn man sieht, wie nahe der neue Keim am vorhergehenden Epithelorgan des betreffenden Zahnes sich anlegt.

Bei jungen Hechten kommt es hin und wieder vor, dass von einem gerade funktionirenden Zahn zwei Epithelzapfen ausgehen (Abb. 8, Zahn 6), welche ihrerseits Zahnanlagen bilden.

An Stelle des einen Zahnes beim jüngeren Thiere treten also beim älteren zwei Zähne in Thätigkeit. Es findet demnach beim Hecht die Vermehrung der Zähne nicht allein am hinteren Ende der Kiefer statt, sondern auch mitten zwischen den bereits thätigen Zähnen schieben sich neue ein. Einen ähnlichen Entwicklungsgang beobachtete Röse bei den Krokodilen.

Eine völlige Abschnürung der thätigen Zähne von ihrem epithelialem

Zahnzapfen findet beim Hechte überhaupt nicht statt. Die Epithelscheide umhüllt den unteren Theil des funktionirenden Zahnes; nur die schmelzbedeckte Spitze sieht aus dem Epithel hervor. Von der Epithelscheide der funktionirenden Zähne nehmen die Zahnzapfen der Ersatzzähne ihren Ursprung.

Abbildung 9.

Esox lucius L. Junges Thier. Zahn und Ersatzzahn vom hinteren Ende des Unterkiefers. *D* = Zahnbein. *S* = entkalkter Schmelz. *E. Sch* = Epithelscheide. *O. D* = Osteodentinbälkchen. *K* = Kieferknochen. *E. Z* = Ersatzzahn. *Ep* = Kieferepithel. *G* = Gefäss.
Vergrösserung = 120.

Die Art und Weise, wie die Ersatzzähne mit ihrem Vorgänger in Verbindung stehen, lässt sich an Abbildung 9 bei stärkerer Vergrösserung leicht feststellen. Zunächst sehen wir auf betreffender Abbildung einen bereits fertig gebildeten Zahn, der aber noch nicht durchgebrochen ist und auf seiner lingualen Seite bereits einen jungen Ersatzzahn hat. Dieser Ersatzzahn hängt mit seinem Vorgänger in der Weise zusammen, dass die äussere Lage der Epithelscheide des

Vorgängers in ihrer Fortsetzung die innere Lage der Epithelscheide des Ersatzzahnes wird. Die Zellen, welche als äussere Lage der Epithelscheide des vorhergehenden Zahnes kubische Form inne hatten, nehmen als innere Lage der Epithelscheide des Ersatzzahnes hohe cylindrische Gestalt an.

Der junge Ersatzzahn ist bereits ossificirt; doch haben die Odontoblasten noch nicht die typische Form angenommen, die sie beim ausgebildeten Zahne zeigen. Sehr deutlich ist auf der Abbildung zu bemerken, wie die innere Epithelscheide an der Basis des Zahnkegels sich umbiegt und als äussere Epithelscheide wieder zur Spitze des Zahnes läuft. Auf der rechten Seite der Abbildung sehen wir die beiden Epithellagen der Epithelscheide der grösseren Zahnanlage dicht einander anliegen. Auch sind die Zellen beider Lagen sehr wenig differenzirt. Auf der linken, lingualen Seite dagegen differenziren sich erstens die Zellen der beiden Epithellagen in sehr auffallender Weise, indem die innere Lage cylindrische Zellen aufweist, während die äussere von mehr abgeplatteten Zellen gebildet wird. Zweitens werden die beiden Epithellagen von einem Zwischengewebe, welches aus deutlich sternförmigen Zellen besteht, getrennt. Dieses Zwischengewebe ist nichts anderes, als die bereits von Röse bei den Krokodilen beschriebene Schmelzpulpa. Die Schmelzpulpa kommt aber nur bei ausgebildeten Hechtzähnen vor und zwar nur auf der lingualen Seite. Carlsson hat bei ihren Untersuchungen keine Schmelzpulpa finden können und spricht deshalb die Vermuthung aus, dass erst bei den Reptilien dieses Gebilde auftrete.

Die Odontoblasten des höher entwickelten Zahnes haben zum Unterschiede von dem weniger entwickelten eine hohe cylindrische Form angenommen und stehen in bestimmter Reihenfolge an der Peripherie der Pulpahöhle. Der verhältnissmässig grosse Zellkern liegt meist im oberen Drittel der Zelle.

Die Pulpazellen sind von sternförmiger Gestalt. —

Bei den Gaumenzähnen liegen die Entwicklungsverhältnisse wesentlich anders, als im Ober- bezw. Unterkiefer. Das Grundprincip allerdings, dass keine zusammenhängende Schmelzleiste zur Ausbildung gelangt, ist das gleiche geblieben. Die Ersatzzähne des Gaumens beim Hechte bilden sich in den häufigsten Fällen ganz unabhängig von den funktionirenden Zähnen überall da, wo gerade Platz für ihre Entwicklung vorhanden ist. Wir finden hier keine langen Epithelzapfen, sondern, wenn überhaupt solche vorhanden sind, nur ganz kurze. Gewöhnlich entwickeln sich die Gaumenzähne direkt vom Epithel; die unterste Epithelschicht wuchert in das unterliegende Bindegewebe und umwächst dort eine zur Papille werdende Mesodermparthie. Sehr oft kommt es vor, wie schon oben bemerkt, dass ein funktionirender Zahn überhaupt keinen Ersatzzahn hat; er wird resorbirt,

verschwindet und nirgends ist die Spur eines Ersatzzahnes zu sehen. Es entstehen eben hier neue Zähne zwischen den alten da und dort, wo sie gerade Platz finden.

Hier am Gaumen haben wir also die primitivsten Verhältnisse der Zahnentwicklung; das gesammte Mundhöhlen- resp. Gaumenepithel ist noch im Stande, ganz regellos Zahnanlagen zu bilden.

Cyprinus Carpio L.

Die Entwicklung der Zähne bei den Cyprinoiden wurde bisher noch nicht einer Untersuchung unterworfen. Dagegen bearbeiteten Heincke in den 70er Jahren und Hoppe in allerletzter Zeit die Ersatzzähne der Cyprinoiden histologisch.

Nachdem es mir gelungen war, Eier von Cyprinus Carpio zu erlangen, konnte ich daran gehen, eine fortlaufende Serie von Karpfenembryonen in Pikrin-Sublimat (Pikrinsäure: 1, Sublimat: 1, aqua dest.: 2) zu fixiren, um die Zahnentwicklung derselben zu studiren.

Ganz kurz werde ich hier, ebenso wie beim Hechte, den anatomischen Bau der Bezahnung am ausgewachsenen Karpfen näher beschreiben. Siebold schreibt in seinem Werke: „Ueber die Süsswasserfische von Mitteleuropa“ folgendes über Cyprinus Carpio L: „Mund endständig mit 4 Bartfäden an der Oberkinnlade; 5 Schlundzähne mit zum Theil flacher und mehrfach gefurchter Krone in 3 Reihen gestellt, und zwar auf jedem Schlundknochen in der Formel 1, 1, 3“. Er bemerkt weiter, dass die Schlundzähne des Karpfens, welcher sich meist von zersetzten Pflanzenstoffen und Schlamm ernährt, sich abschleifen mit Ausnahme des vordersten Zahnes, der seine sphärische Krone stets beibehält und mit der Zeit, wie die Backenzähne der Wiederkäuer und vieler Nagethiere, an den Seiten ihrer Krone einen unorganisirten braunschwarzen Ueberzug erhalten, wobei auch die Furchen der abgeschliffenen Kauflächen ebenfalls mit dieser braunschwarzen Substanz ausgefüllt werden. Jedenfalls setze sich diese Kruste nach Art des Weinsteins von den Futterstoffen ab, da die Zähne der Karpfen bei ihrer Entwicklung ganz rein und ungefärbt aus den Zahnsäckchen hervortreten. Die Furchen sind meistens doppelt und dreifach auf den Kauflächen der Schlundzähne vorhanden und stellen zackige Linien dar. —

Bei meinen Untersuchungen fand ich die ersten Spuren einer Zahnentwicklung in der 85ten Stunde nach der Befruchtung auftreten und zwar nur am unteren Schlundknochen, während Ober- und Unterkiefer zahnlos sind. Anders als beim Hechte legen sich bei Cyprinus die ersten Zähnchen an; sie entwickeln sich nämlich nicht nach placoidem Typus, sondern nach Art der Ersatzzähne in der Tiefe des Mesoderms. Der Grund hiefür dürfte wohl in mechanischen Verhältnissen zu suchen sein. Da nämlich die jungen Embryonen schon sehr früh-

zeitig das Ei verlassen und sehr bald den Dottersack verlieren, sind dieselben schon sehr zeitig angewiesen, Nahrung von aussen aufzunehmen. Wenn nun die ersten Zähnchen auf der Oberfläche sich entwickeln würden, wären sie allen mechanischen Einflüssen beim Nahrungserwerb ausgesetzt; ihre Entwicklung könnte dadurch nicht nur gehindert, sondern auch ganz unmöglich gemacht werden. —

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Befunde über.

Bei zwei Embryonen, je 85 Stunden nach der Befruchtung fixirt, erhielt ich wesentlich differente Bilder, erklärlich durch die oft beobachtete Thatsache, dass gleichalterige Embryonen, sei es in Folge äusserer oder irgend anderer Ursachen verschiedene Entwicklungsgrade zeigen können.

Bei dem in der Entwicklung etwas zurückgebliebener Karpfenembryo ist das Schlundepithel an zwei Stellen etwas verdickt; die

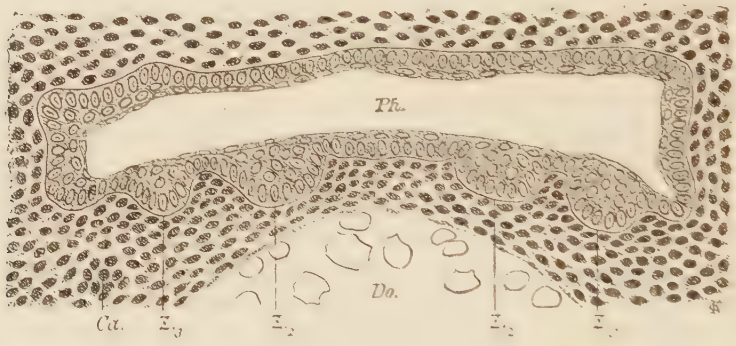

Abbildung 10.

Cyprinus Carpio L. Embryo, 85 Stunden nach der Befruchtung. 0,4 cm lang. Z_2 u. Z_3 erste Anlage der Schlundzähne in Form von halbkugeligen Epithelzapfen. *Ca* = erste Spur der Knorpelanlage. *Ph* = Pharynx. *Do* = Dottersack. Vergrösserung = 375·

untersten cylindrischen Zellen verlängern sich und bohren sich in das unterliegende Mesoderm ein. Auf jeder Seite sehen wir zwei Epithelzapfen. Die Bindegewebszellen antworten mit Vermehrung von Rundzellen. Knorpel ist eben in Entstehung begriffen. Der Dottersack ist noch vorhanden. Die beiden Zahnanlagen sind Zahn 2 und 3 des erwachsenen Thieres.

Das höher entwickelte Thier von gleichem Alter zeigt auf beiden Seiten auch bloss die 2 Zahnanlagen, entsprechend Zahn 2 und 3 des erwachsenen Thieres; doch sind dieselben schon in weit höherem Maasse entwickelt. Der Zahn 2 (auf der rechten Seite der Abbildung) hat bereits eine Bindegewebspartie, die spätere Papille, umwachsen. Zahn 3 der linken Seite, Zahn 2 und 3 der rechten Seite sind viel tiefer ins Mesoderm hineingewuchert, als es bei dem erst beschriebenen Stadium

der Fall war. Zahn 2 der linken Seite ist von allen Zahnanlagen noch am geringsten entwickelt, d. h. die Anlage ist noch am wenigsten ins Mesoderm eingewuchert; dieselbe steht auf gleichem Stadium wie die Zahnanlagen beim ersteren Thiere. Die dritten Zahnanlagen haben beiderseits bereits verhältnissmässig grosse Papillen umwachsen, welche jedoch auf Abbildung 11 nicht wahrnehmbar sind. Der Knorpel dagegen ist hier schon typisch entwickelt, während er beim erst beschriebenen Embryo noch in Entwicklung begriffen war. Hieraus lässt sich der Schluss ziehen, dass Zahnanlagen und Knorpel bei Cyprinus zu gleicher Zeit sich bilden.

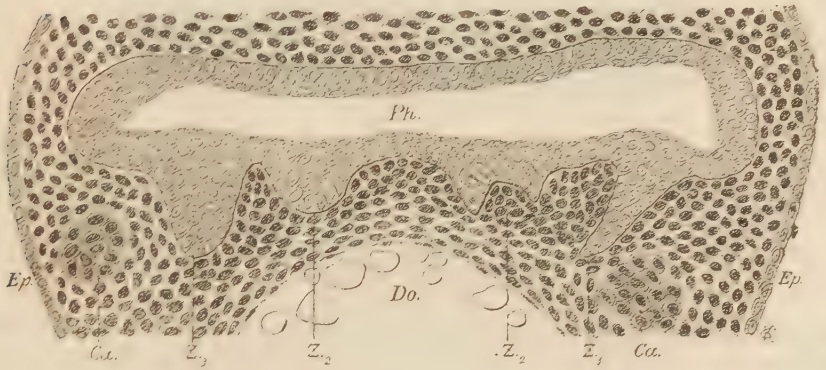

Abbildung 11.

Cyprinus Carpio L. Embryo 85 Stunden nach der Befruchtung. 0.4 cm lang. Dieselben Zahnanlagen wie in voriger Abbildung weiter entwickelt. Z_3 rechts hat bereits eine Bindegewebspapille umwachsen. Z_2 beiderseits peripher getroffen. *Ca* = Knorpel. *Do* = Dottersack. *Ph* = Pharynx. *Ep* = Epithel der Körperoberfläche. Vergrösserung = 375.

Das nächst folgende Stadium ist 28 Stunden älter. Hier sehen wir die beiden Zahnanlagen, nämlich Zahn 2 und 3 des erwachsenen Thieres, bereits mit einem Zahnscherbchen belegt. Dazu kommt noch eine weitere Zahnanlage nach rückwärts, nämlich Zahn 4 des späteren Thieres. Dieser ist zwar schon mit einer deutlichen Papille versehen; doch besitzt er noch kein Dentinscherbchen. Die Zahnanlage 4 steht auf dem glockenförmigen Stadium; auf der rechten Seite ist sie auf der Abbildung 12 im Längsschnitte getroffen, links dagegen im Schiefschnitte.

17 Stunden später ist Zahn 3 beiderseits vollständig ossificirt. Der Zahnsockel ist eben im Begriffe, sich zu bilden. Zahn 3 der linken Seite zeigt allerdings in der basalen Region nur eine Verdickung; rechts dagegen hat sich schon ein kleiner Sockel gebildet. Knochen-

bälkchen ziehen sich beiderseits vom basalen Theile der Verknöcherung zum Knorpel hin. Diese Verhältnisse werden bei einem späteren Stadium besser zur Beobachtung gelangen. Zahn 3 ist beiderseits auf

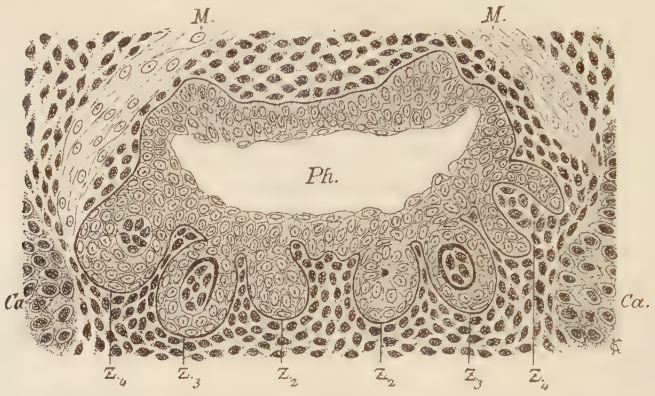

Abbildung 12.

Cyprinus Carpio L. Embryo 113 Stunden nach der Befruchtung. Z_2, Z_3, Z_4 = zweiter, dritter u. vierter Schlundzahn. *Ca* = Knorpel. *Ph* = Pharynx. *M* = Muskelfasern.
Vergrösserung = 375.

der Abbildung 13 längs getroffen. Beide Zähne sind noch nicht durchgebrochen; die Epithelscheide liegt noch prall auf dem Zahnbeinkegel

Abbildung 13.

Cyprinus Carpio L. Embryo 130 Stunden nach der Befruchtung. 0,6 cm lang. Z_2 = zweite Zahnanlage im Schiefschnitte getroffen. Z_3 = dritte Zahnanlage im Längsschnitte getroffen.
K = Knöcherner Zahnsockel. *Ca* = Knorpel. *Ph* = Pharynx. *M* = Muskelfasern.
Vergrösserung = 375.

auf. Die Zahnanlagen besitzen also auch bei den Karpfen in diesem Stadium noch keinen Schmelz. Die Odontoblasten liegen in der Pulpahöhle ziemlich regellos; ihre Gestalt ist oval.

Zahn 2 zeigt noch kein Dentinscherbchen, aber eine sehr ansehnliche Papille. Beiderseits ist Zahn 2 auf der Figur 13 quer getroffen abgebildet. —

Nach weiteren 7 Stunden entwickelt sich der erste Zahn und gehen ihm also Z_2, Z_3 und Z_4 in der Entstehung voraus. Auf der beigegebenen Abbildung sehen wir den einen rechts axial getroffen; es ist das sogenannte glockenförmige Stadium mit deutlich ausgebildeter

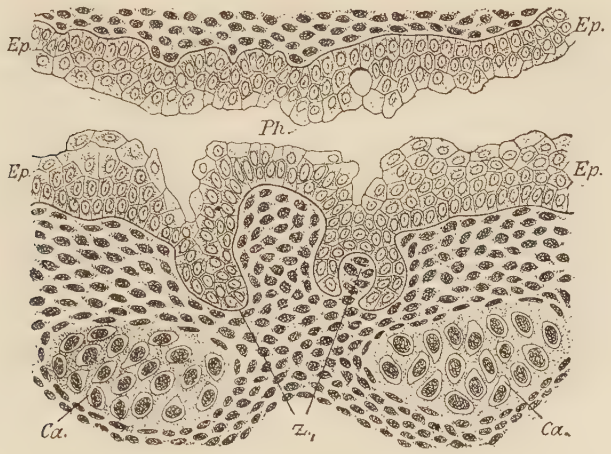

Abbildung 14.

Cyprinus Carpio L. Embryo 137 Stunden nach der Befruchtung. 0,8 cm lang. Z_1 = vorderste Zahnanlage, links in Gestalt eines Epithelzapfens; rechts ist bereits eine Papille umwachsen.
Ph = Pharynx. *Ep* = Schlundepithel. *Ca* = Knorpel.
Vergrösserung = 375.

Papille. Die Zahnanlage der linken Seite ist peripher getroffen und erscheint deshalb als einfacher Zapfen ohne Papille.

Am 8. Tage nach der Befruchtung sehen wir beim Karpfen die Zähne schon vollständig verkalkt; zum Theil haben sie bereits das Schlundepithel durchbrochen. Auf der Abbildung 15 bemerken wir Zahn 2 und 3 rechts mit einem knöchernen Sockel. Da die beiden Sockel zusammenstossen, scheint es, als ob die Zähnchen selbst verschmolzen wären, was natürlich nicht der Fall ist. Auch kann man, wie schon früher beim Hecht beschrieben, sehen, wie die Verknöcherung vom Zahnsockel successive weiter geht, Zelle um Zelle umschliessend, zum Knorpel zieht und diesen allmälig durch Knochenbildung verdrängt. Auch auf der linken Seite finden wir die gleichen Verhältnisse,

wie sie eben beschrieben wurden; nur ist auf dem Schnitte Zahn 2 mehr peripher getroffen und ebenso in der Abbildung wiedergegeben. Die Odontoblasten, welche der Pulpa anliegen, sind grosse ovoide Zellen mit grossem Kern, deren Zellleib zu Fortsätzen ausgezogen ist.

Es dürfte von Interesse sein, hier einiges über die Verknöcherung des Schlundbogens beizufügen.

Heincke schreibt, es habe ihn sehr überrascht, dass er nirgends eine Spur des jeden Visceralbogen zugrunde liegenden Knorpels im Schlundknochen entdecken konnte, selbst nicht bei 2—3 cm langen Thieren. Der Primordialknorpel muss nach seiner Ansicht schon sehr frühzeitig

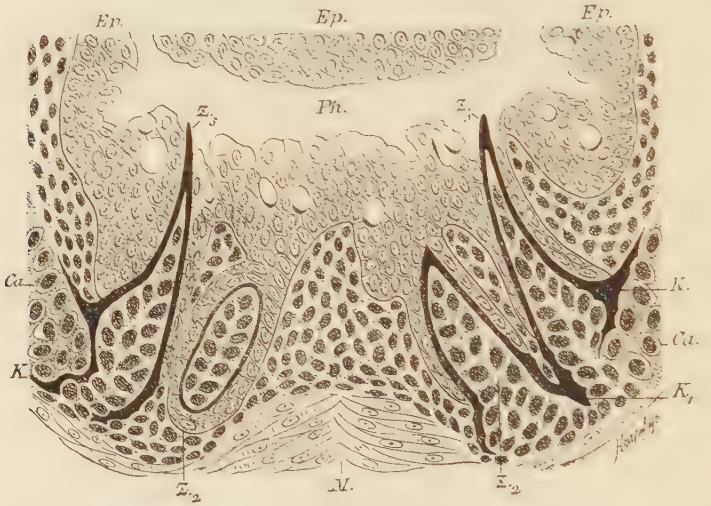

Abbildung 15.

Cyprinus Carpio L. Embryo 8 Tage nach der Befruchtung. Z_2 u. Z_3 rechts bereits mit ihren knöchernen Basalsocken *K* verwachsen.
Ca = Knorpel. *M* = Muskelfasern. *Ph* = Pharynx. *Ep* = Schlundepithel.
Vergrösserung = 375.

verschwinden, oder hier Knochenbildung o h n e präformirten Knorpel stattfinden.

Hoppe bemerkt hiezu folgendes: „Da es mir trotz vielfacher Bemühung nicht gelang, ganz junge Exemplare des Fisches zu erhalten, konnte ich nicht nachweisen, inwieweit der Knorpel an der Bildung des Schlundknochens betheiligt ist.“

Ich bin nun in der Lage, an der Hand meiner Präparate eine bestimmte Entscheidung dahin zu treffen, dass bei Cyprinus an Stelle des späteren Schlundknochens ursprünglich eine Knorpelspange vorhanden war. Der Knorpel wird vom Bindegewebsknochen allmälig umwachsen und soweit resorbirt, dass beim erwachsenen Thiere keine Spur des Knorpels mehr vorhanden ist. Was die Odontoblasten be-

trifft, so wendet sich Hoppe gegen Heincke, der über diese Zellen folgendes schreibt: „Bevor ich einige Stadien der Dentinentwicklung näher beschreibe, will ich gleich zu Anfang Leydig gegenüber eine Thatsache betonen. Niemals habe ich bei den Cyprinoiden ein Stadium der Papille angetroffen, wo vor Bildung des ersten Dentinscherbchens unterhalb der Schmelzmembran, und von dieser durch eine Spalte getrennt, ein Epithel die Oberfläche bedeckte, das irgendwie die Schmelzmembran oder überhaupt Epithelzellen, wie sie in den untersten Schichten der Schleimhaut vorzukommen pflegen, verglichen werden könnte. Ebenso wenig unterscheiden sich die obersten Zellen der Papille in irgend einem Stadium derselben, welches vor der Bildung des ersten Dentins liegt, von den übrigen Zellen derselben auch nur durch die geringsten Eigenthümlichkeiten. Vielmehr tritt bei der Entwicklung der Cyprinoidenzähne der mit der Ansicht von Leydig über die Zahnentwicklung durchaus unverträgliche Umstand ein, dass zu einer Zeit, wo die Schmelzzellen schon längst ihre charakteristische Form erlangt haben und schon ein bedeutender Theil von Dentin gebildet ist, die das letztere bildende Zellen weder eine Spur von längerer Form noch regelmässiger Anordnung erkennen lassen. Beides finden wir bei unseren Fischen erst in einer viel späteren Periode der Zahnentwicklung."

Hoppe schreibt dagegen: „Wenn ich auch mit Leydig nicht geradezu von einem Epithel an der Peripherie der Pulpa sprechen will, so haben doch die die Papille begrenzenden Zellen mit ihrer etwas gestreckten ovalen Form immerhin eine Aehnlichkeit mit Epithelzellen. Jedenfalls gehen die Zellen, welche die Aussenschicht der Papille bilden, schon vor der ersten Dentinbildung gewisse Veränderungen ein."

Nach den Befunden meiner Präparate neige ich mich mehr auf Seite Heincke's; denn die Zellen sowohl vor, als nach der Dentinbildung haben absolut nichts epithelähnliches. Die Pulpazellen sind etwas grösser und ovoider, als die Mesodermzellen zu sein pflegen; doch sind sie immerhin als solche zu erkennen. Eine regelrechte Anordnung findet man auch höchst selten; auf keinen Fall ist eine solche Anordnung der Zellen etwas Herkömmliches. Mit einem Worte: Die Odontoblasten der jungen Zähne von Karpfen und Hechten haben ganz die Gestalt der Osteoblasten.

Ersatzzähne von Cyprinus Carpio L.

Die Ersatzzähne des Karpfens beginnen sich am 11. Tage nach der Befruchtung anzulegen.

Die Ersatzzähne des Karpfens entwickeln sich genau nach dem Typus der Entwicklung der Ersatzzähne beim Hechte. Auch hier ist keine Spur von einer gemeinsamen Schmelzleiste zu bemerken; die

Ersatzzähne entwickeln sich sammt und sonders an von einander getrennten Epithelzapfen. Aus der beigefügten Abbildung können diese Verhältnisse genau ersehen werden.

Wir bemerken hier 4 funktionirende Zähne, von denen 3 mit Ersatzzähnen versehen sind. Auf der linken Seite der Abbildung sehen wir eine ganz junge Zahnanlage sich entwickeln; es ist dies der 5. Zahn. Derselbe ist schief getroffen und zeigt bereits eine deutliche Papille, doch noch keine Spur von einem Dentinscherbchen. Es ist diese späte Entwicklung nicht sehr merkwürdig, da bekanntlich bei den Cyprinoiden dieser letzte Zahn nie konstant vorkommt.

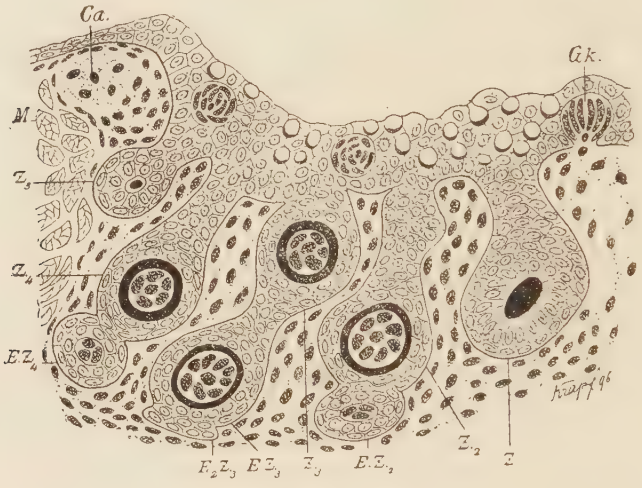

Abbildung 16.

Cyprinus Carpio L. Embryo 12 Tage nach der Befruchtung. Flächenschnitt durch die fünf Schlundzähne: $Z_1 - Z_5$ sammt ihren Ersatzzähnen EZ_2, EZ_3 u. EZ_4. Der dritte Zahn Z_3 zeigt bereits die erste Anlage eines zweiten Ersatzzahnes $E_2 Z_3$. Vergrösserung = 375.

Ebenso wie beim Hecht finden wir auch hier, dass jeder Zahn seinen gesonderten Epithelzapfen in die Tiefe des Bindegewebes sendet, an welchem sich die Ersatzzähne bilden. Je jünger die Ersatzzahnanlage ist, desto näher steht sie dem Schmelzorgan des funktionirenden oder vorhergehenden Zahnes.

Zahn 3 (auf Abbildung 16) hat sogar 2 Ersatzzähne, ein Verhalten, wie wir es schon beim Hechte beobachtet haben. Die zweite Ersatzzahnanlage ist so klein, dass sie sehr leicht übersehen werden kann; sie erscheint nur als eine Verdickung des Epithelorgans des ersten Ersatzzahnes.

Die Ersatzzähne von Zahn 2 und 4 sind mit grosser Mesodermpapille versehen, doch noch nicht ossificirt.

Die erste Ersatzzahnanlage von Zahn 3 ist dagegen schon deutlich verkalkt und bereits von ansehnlicher Grösse. Die zweite Ersatzzahnanlage desselben Zahnes ist jedoch erst in der frühesten Entwicklung begriffen; sie zeigt noch keine Bindegewebspapille.

Zum Schlusse werde ich in gedrängter Kürze die gefundenen Resultate bei meinen Untersuchungen über Zahnentwicklung der Esociden und Cyprinoiden aufzählen.

Zusammenstellung der erhaltenen Resultate.

A. bei Esox lucius L.:

I. 23 Tage nach der Befruchtung tritt die Zahnentwicklung auf und zwar sowohl im Oberkiefer, als im Unterkiefer.

II. Es legen sich im Oberkiefer 3 Zahnanlagen, im Unterkiefer 2 Zahnanlagen an.

III. Die ersten Zähnchen entwickeln sich bei Esox nach placoidem Typus, genau wie die Placoidschuppen der Haifische und die ersten Zähnchen beim Krokodil.

IV. Die jungen Zähnchen besitzen noch keinen Schmelz, aber sehr wahrscheinlich ein Schmelzoberhäutchen.

V. Verkalktes Zahnbein ist das erste Hartgewebe, welches beim Hecht auftritt. Die ersten Knochenbälkchen des Kiefers bilden sich erst später im Anschlusse an den Basalsockel der fertigen Zähnchen.

VI. Die Ersatzzähne entstehen am Ober- bezw. Unterkiefer anders als am Gaumen.

VII. Am Ober- wie am Unterkiefer entstehen die Ersatzzähne an einzelnen von einander getrennten Zapfen. An jedem Zapfen bilden sich hinter einander mehrere Zahnanlagen von verschiedenem Alter.

VIII. Von der Epithelscheide eines funktionirenden Zahnes gehen hie und da 2 Epithelzapfen ab; es treten also an die Stelle des einen funktionirenden Zahnes zukünftig zwei Zähne.

IX. Der Ersatzzahn steht mit seinem Vorgänger in sehr naher Beziehung; doch ist der Zusammenhang ein rein örtlicher.

X. Die Odontoblasten des jungen Zahnes haben das Aussehen der Osteoblasten; die Odontoblasten des ausgewachsenen Zahnes haben nahezu cylindrische Form.

XI. Beim erwachsenen Zahne findet sich stellenweise eine Schmelzpulpa.

XII. Am Gaumen findet der Zahnersatz ganz regellos statt, immer dort, wo gerade Platz ist. Die Gaumenzähne werden resorbirt, ohne dass ein Ersatzzahn an die gleiche Stelle tritt.

XIII. Eine völlige Abschnürung der funktionirenden Kieferzähne von ihrem epithelialen Ersatzzapfen tritt nie ein. Die Epithelscheide des funktionirenden Zahnes bleibt stets in Verbindung mit ihrem entsprechenden Ersatzzapfen.

B. Cyprinus Carpio L.

XIV. 85 Stunden nach der Befruchtung zeigen sich die ersten Zahnanlagen im unteren Schlundbogen.

XV. Die ersten Zähnchen legen sich in der Tiefe des Mesoderms an.

XVI. Die jungen Cyprinoidenzähnchen besitzen noch keinen Schmelz.

XVII. Die Ossifikation des zahntragenden Knochens geht von den Zahnsockeln aus.

XVIII. Der erste Zahn entwickelt sich erst dann, nachdem die nächstfolgenden drei schon fertig gebildet sind.

XIX. Der fünfte Zahn entsteht, nachdem die übrigen mit Ausnahme des ersten bereits Ersatzzähne gebildet haben.

XX. Die Ersatzzähne entwickeln sich beim Karpfen, wie die Ersatzzähne des Hechtes am Ober- bezw. Unterkiefer, nämlich an einzelnen getrennten Zapfen.

XXI. Für einen funktionirenden Zahn sind hinter einander an dem Ersatzzapfen oft gleichzeitig zwei Ersatzzähne verschiedenen Alters vorhanden.

Histologischer Theil.

Die gesammte Histologie der Fischzähne zu bearbeiten, habe ich deshalb unterlassen, weil sich wohl nur eine Bestätigung bereits bekannter Thatsachen ergeben haben würde. Deshalb habe ich mich nur auf einige Punkte beschränkt, über welche bisher noch keine Uebereinstimmung herrscht.

Schmelz.

Eine viel umstrittene Frage ist diejenige nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Schmelzes bei Fischzähnen. Nach Owen fehlt, wie ich schon im ersten Theile der Arbeit citirte, den meisten Fischen wirklicher Schmelz. Die äussere homogene Schicht, welche besonders bei den Zähnen der Haifische häufig vorkommt, ist ein strukturloses oder nur von ganz feinen Röhrchen durchzogenes Dentin.

Retzius glaubte, dass die Zähne des Esox von einer dünnen Schmelzhaut bedeckt seien, konnte dieselbe aber nicht nachweisen.

Aehnlich erging es Waldeyer, der ebenfalls ein Schmelzhäutchen beim Hechtzahne vermuthete.

Heincke war der erste, der wirklichen Schmelz bei Hechtzähnen nachwies. Seine Ausführung hierüber ist folgende:

„Alle Zähne des Hechtes haben wirklichen Schmelz. Derselbe ist von einer gelblich-braunen Farbe und bekleidet nur in sehr geringer Masse die äusserste Spitze des Zahnes. Während der Schmelz an den Cyprinoidenzähnen nie eine bedeutende Härte erlangt und nach dem Durchbruche des Zahnes bald von der Oberfläche desselben abgerieben wird, erreicht dagegen der Schmelz der Hechtzähne eine bedeutende Härte und erhält sich das ganze Leben des Zahnes hindurch. Seine äusserste Schicht setzt sich als feines strukturloses Häutchen noch eine Strecke von der Spitze aus auf den Zahn fort."

Seitdem O. Hertwig 1874 seine grundlegende Arbeit über Schuppen und Zähne der Haie publicirte, nahm man allgemein an, dass alle Fischzähne echten Schmelz besitzen. Thatsächlich aber hat O. Hertwig nur den indirekten Beweis zu führen gesucht, dass die Haifische wirklichen Schmelz haben könnten.

O. Hertwig weist nur nach, dass die von Owen Vitrodentin genannte Schicht manche besondere microchemische und histologische Eigenthümlichkeiten aufweist und dass kein zwingender Grund vorliegt, diese Schicht nicht als Schmelz zu betrachten.

Die neuesten Untersuchungen Röse's, die mir im Manuskripte vorlagen, führen nun aber den Beweis, dass die Haifische thatsächlich keinen Schmelz, sondern nur ein dem Zahnbeine direkt aufliegendes Schmelzoberhäutchen besitzen.

Sternfeld hat sich vermuthlich durch O. Hertwig's Angaben verleiten lassen, die ganze Aussenschicht des Dentins beim Hechtzahne als Schmelz anzusehen und zwischen die parallel verlaufenden Dentinröhrchen nicht vorhandenen Schmelzprismen einzuzeichnen.

Sternfeld hat auch die von Heincke beschriebene strukturlose Schicht wirklichen Schmelzes gesehen und schliesst daraus: „Der Schmelz des Hechtzahnes besteht demnach aus zwei Schichten, einer inneren aus Schmelzprismen bestehenden und einer äusseren homogenen."

Die Resultate meiner Untersuchungen über den Schmelz des Hechtzahnes stimmen vollständig überein mit den Resultaten, die Heincke bei seinen Untersuchungen gefunden hat. Jeder vom Epithel abgeschiedene echte Schmelz löst sich in starker Säure vollständig auf, oder hinterlässt eine geringe Menge körniger, organischer Substanz. Bleibt dagegen nach der Entkalkung des betreffenden Gewebes eine zusammenhängende Gewebsmasse mit Einschluss leimgebender Fibrillen zurück, dann handelt es sich um ein bindegewebiges Produkt, um Zahnbein. Enthält ein derartiges Zahnbein nur sehr wenige leimgebende Fibrillen, dagegen aussergewöhnlich viele Kalksalze, dann färbt es sich nicht mehr mit Anilin- oder Karminfarben und löst sich in starken Säuren in einzelne Stücke auf, wie dies O. Hertwig schon beschrieben

hat. Die Art und Weise der Auflösung des dicht verkalkten Dentins in starken Säuren ist wesentlich anders, als diejenige des Schmelzes; letzterer löst sich meist völlig auf, wie Zucker im Wasser, während beim ersten Gewebe immer grössere und kleinere Theilstücke zurückbleiben.

Die dicke Aussenschicht der Hechtzähne mit parallel verlaufenden Kanälchen ist aber, genau ebenso wie die Aussenschicht der Haifischzähne, Zahnbein und kein Schmelz, wie STERNFELD es annimmt. Zunächst lässt sich entwicklungsgeschichtlich nachweisen, dass die parallel verlaufenden Kanälchen wirkliche Dentinkanälchen sind, die von Ausläufern der Odontoblasten durchzogen werden. Das betreffende Gewebe ist auch von, allerdings spärlichen, leimgebenden Fibrillen durchzogen und erscheint darum dichter verkalkt. Quere Verbindungsästchen als Ueberbleibsel der unverkalkten fibrillären Grundsubstanz sind zwischen den parallel verlaufenden Enden der Zahnbeinkanälchen nicht vorhanden. Deshalb kann man sich sehr leicht täuschen und zwischen den Kanälchen wirkliche Schmelzprismen eingelagert sehen. Besonders dann, wenn, wie dies öfters vorkommt, die Aussenschicht des Dentins beim Schneiden von der inneren Masse desselben Gewebes losgelöst ist.

Macerirt man ganze Zähne vom Hecht in dünner Kalilauge, durchtränkt dieselben mit Toluol und schliesst sie in Canadabalsam ein, so hebt sich die schmelzbedeckte Spitze des Zahnes durch ihre gelblichbraune Farbe vom übrigen Zahne ab. Es zeigt sich nun, dass die Schmelzbedeckung sogar bei grossen Kieferzähnen nur auf die äusserste Spitze beschränkt ist und etwa $^1/_{20}$—$^1/_{10}$ mm weit von der Spitze nach unten sich herab erstreckt. Die Dicke des Schmelzes an der äussersten Spitze betrug an einem gut gelungenen Schliffe eines grossen Kieferzahnes 0,007 mm. Weiter nach unten verdünnt sich der strukturlose Schmelz in eine anfangs 0,002, zuletzt 0,001 mm dicke Schicht, welche allmälig, ohne scharfe Grenze in das Schmelzoberhäutchen übergeht. Dieses bedeckt die gesammte Basis des Zahnes, soweit derselbe in seiner Aussenschicht aus echtem Zahnbeine besteht.

Die neueren Forscher, insbesonders v. EBNER und RÖSE, haben bewiesen, dass die sogenannte Cuticula oder das Schmelzoberhäutchen nur die äusserste unvollkommen verkalkte, dafür aber in eine eigenartige, keratinähnliche Masse umgewandelte Schmelzschicht ist. Man nimmt an, dass das Schmelzoberhäutchen entweder gar nicht oder nur in geringem Maasse verkalkt ist. Ist der Kalkgehalt etwas stärker, dann wird das Schmelzoberhäutchen doppelt brechend und kann dann als rudimentäre Schmelzschicht aufgefasst werden. Im Allgemeinen ist das Schmelzoberhäutchen bei höheren Wirbelthieren etwa 0,001 mm dick. Ich vermuthe, dass die 0,002 mm dicke rudimentäre Schmelzschicht beim Hechte in ihrem inneren Theile mehr dem fertig verkalkten Schmelz, im äusseren Theile mehr dem keratinähnlichen Schmelzoberhäutchen

entspricht. Mit Sicherheit lässt sich jedoch diese Frage nicht entscheiden. Es handelt sich auch hier nur um eine Namensfrage, da nach Röse das Schmelzoberhäutchen entweder die erste Anfangsstufe (Haifische) oder der letzte Rest (Edentaten) des Schmelzes ist.

Auch bei den Cyprinoidenzähnen ist die Schmelzfrage noch nicht entschieden. Heincke konnte bei ausgebildeten Cyprinoidenzähnen keinen Schmelz mehr nachweisen, fand aber Spuren desselben während der Zahnentwicklung.

Hoppe deutet die zuerst gebildete, äussere Zahnbeinschicht auf der Spitze der Zähne von $^1/_{20}$ mm Dicke als Schmelz. Dem gegenüber kann ich wiederum die Richtigkeit der Beobachtung von Heincke bestätigen. Auf durchgebrochenen funktionirenden Zähnen von Karpfen lässt sich keine Spur von Schmelz nachweisen. Dagegen findet man in vorsichtig entkalkten Zahnkeimen hie und da unmittelbar auf dem Zahnbein eine Schicht körniger Detritusmasse. Sie bildet den letzten Rest des abgeschiedenen, aber noch nicht fertig verkalkten Schmelzes, der noch reich an organischer Masse ist. Aus der Sammlung Dr. Röse's standen mir zwei Dünnschliffe durch einen eben vollendeten, aber noch nicht durchgebrochenen Zahn von Leuciscus Meidingeri zur Verfügung. Aus diesen Schliffen hebt sich eine dünne, doppelbrechende Schmelzschicht, besonders im polarisirten Lichte, scharf von dem darunter liegenden Zahnbein ab. Die Schicht ist durchschnittlich nur 0,002 mm dick und verdickt sich an einer Stelle an der Seite des Zahnes auf 0,004 mm. Es besitzen also die Zähne der Cyprinoiden, ähnlich wie die Basis der Hechtzähne, einen rudimentären Schmelzbelag.

Zahnbein.

Das Zahnbein der Cyprinoiden ist ein echtes, einseitig wachsendes Dentin, wie es die Säugethiere und Saurier besitzen. Die Pulpahöhle ist einheitlich. Die letzten Ausläufer der Zahnbeinkanälchen verlaufen ähnlich wie beim Hecht parallel zu einander und sind durch keine Seitenästchen unverkalkter Grundsubstanz verbunden.

Der Aufbau des Hechtzahnes ist dagegen viel komplicirter und gleicht vollständig demjenigen vieler Haifische. Durch Entwicklung zahlreicher Hartgewebsbälkchen frei im Innern der Pulpa ist der einheitliche Pulparaum in zahlreiche sekundäre Hohlräume gespalten. Owen nannte ein derartiges Zahnbein Vasodentin = Gefässzahnbein. Im Jahre 1878 wies jedoch Tomes darauf hin, dass bei zahlreichen Knochenfischen, insbesondere aus der Klasse der Gadiden und Pleuronectiden ein Zahngewebe vorkommt, welches allein den Namen Vasodentin verdient.

Meine Untersuchungen an Gadus morrhua und Gadus aeglefinus haben die Richtigkeit der Tomes'schen Ausführungen bestätigt. Es findet sich hier ein einseitig wachsendes Zahnbein mit einheitlicher Pulpahöhle, welches jedoch ein Netz von gleich weiten Kanälen ent-

hält, in welchem Blutkapillaren verlaufen. Für dieses Zahnbein allein möchte ich im Vereine mit Tomes und Röse den Namen Vasodentin gewahrt wissen. Das Zahnbein des Hechtes dagegen besteht zwar ebenfalls aus einer dünnen Rinde von einseitig wachsendem echten Zahnbein, aber schon nach kurzer Zeit hört das Wachsthum dieses Zahnbeines auf. Dann schiessen, wie Tomes sehr richtig angiebt, verkalkende Trabekeln rapid vom Innern der primitiven Dentinkappe durch die gesammte Substanz der formativen Pulpa. Das später entstehende Kanalsystem aber verdankt sein Zustandekommen der Verschmelzung jener Trabekeln mit Zurücklassung von Interstitialräumen. Tomes nennt dieses trabekuläre Hartgewebe, welches unabhängig von der Odontoblastenschicht frei im Innern der Pulpa entsteht, Osteodentin. Der Autor hält das Vorhandensein oder Fehlen von eingeschlossenen Knochenzellen für nebensächlich. Sternfeld beschreibt die Struktur des trabekulären Kernes vom Hechtzahn ganz richtig als ein Gewebe, welches zwischen dem knochenkörperchenfreien Bindegewebsknochen des Wurzelstückes und dem wahren Dentin die Mitte hält. Danach konnte man erwarten, dass Sternfeld das Gewebe, welches zwischen wirklichem Knochen-Os und wirklichem Zahnbein-Dentin die Mitte hält, gleich Tomes als Osteodentin bezeichnen würde. Merkwürdiger Weise aber zieht Sternfeld die alte Owen'sche Bezeichnung Vasodentin dem Osteodentin vor. Mit diesem Namen hat aber Owen die ganze Zahnbeinmasse des Hechtzahnes einschliesslich der Rindenschicht und der verzweigten Pulpa bezeichnet. Diese Rindenschicht besteht aber aus echtem Zahnbein.

Der Name Vasodentin ist, wie oben bereits bemerkt, für das wirkliche Gefässzahnbein der Gadiden etc. in Anspruch zu nehmen. Der Ausdruck Osteodentin ist nach allgemeinem Gebrauche ebenfalls bereits vergeben für ein Übergangsgewebe zwischen echtem Knochen und Zahnbeine. Somit muss für das eigenartige Balkenwerk im Inneren des Hechtzahnes eine neue Bezeichnungsweise geschaffen werden. Röse hat dafür den sehr treffenden Namen „Trabeculardentin" aufgestellt. Röse's Untersuchungen werden in Kürze in extenso veröffentlicht werden, und kann ich mir darum eine Wiederholung seiner Ergebnisse ersparen.

Schliesslich möchte ich noch einen Irrthum aufklären, der Mummery bei seinen Untersuchungen über die Struktur der Gadidenzähne unterlaufen ist. Während Tomes bei Merlucius eine Schicht überaus hoher Odontoblasten abbildet, stellt Mummery an gleicher Stelle eine Schicht büschelförmiger Bindegewebsfasern dar. An gut erhaltenen Präparaten kann man sich nun mit Leichtigkeit davon überzeugen, dass die fragliche Schicht zweifellos aus ganz ungewöhnlich langen Odontoblasten besteht. Die Zellen sind so lang und dünn, dass der Irrthum Mummery's leicht begreiflich ist.

Literaturverzeichniss.

1. Born, G.: Bemerkungen über den Zahnbau der Fische: Heusinger's Zeitschrift für organische Physik, Bd. I, 1827.
2. Carlsson: Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen. Zoologische Jahrbücher 1894. Abth. f. Morph. Bd. VIII.
3. Cuvier: Leçons d'anatomie comparée 1805.
4. Günther: Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.
5. Heckel und Kner: Die Süsswasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858.
6. Heincke: Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 23. 1873.
7. Hertwig, O.: Ueber den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschrift f. Naturw., Bd. 8. 1874.
8. Derselbe: Ueber das Zahnsystem der Amphibien etc. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1874.
9. Hertz: Ueber den feineren Bau der Entwicklung der Zähne. Greifswald. Virchow's Archiv, Bd. 36.
10. Hoppe: Untersuchungen über den Kauapparat des Cyprinoiden Leuciscus Rutilus. Deutsche Monatsschrift f. Zahnheilkunde XIII. Jahrgang. Heft II. 1895.
11. Huxley: On the development of the teeth and on the nature and importance of Nasmyth's „persistent capsule" in: Quart. Journ. Microscop. Science, London 1853.
12. Jurine, L.: Note sur les dents et la mastication des poissons appelés Cyprins. Mémoires de la Societé de Phys. et d'Histoire nat. de Genève. Tome I Premiér Partie 1821.
13. Klaatsch, H.: Ueber die Herkunft der Skleroblasten, Morphol. Jahrbuch, Bd. II, 1894.
14. Koelliker: Ueber verschiedene Typen in der mikroskopischen Struktur des Skeletes der Knochenfische. Würzburger Verhandlungen, Bd. IX. 1859.

15. Leeuwenhoek: Philos. Transact. 1678.

16. Leydig, Franz: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

17. Derselbe: Die Molche der würtenbergischen Fauna. Archiv für Naturgesch. 1867.

18. Derselbe: Die Zähne der einheimischen Schlangen nach Bau und Entwicklung. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. IX 1872.

19. Milne Edwards: Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux Bd. VI. Paris 1860.

20. Mummery: Some points in the structure and development of dentine. Philosoph. Transact. Roy. Soc. Vol. 182. 1892.

21. Owen: Odontography. London 1840—45.

22. Retzius, A.: Bemerkungen über den inneren Bau der Zähne etc. Müller's Archiv 1837.

23. Röse, Carl: Ueber die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde 1892. Bd. X.

24. Derselbe: Ueber die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anzeiger 1894 Bd. IX.

25. Derselbe: Ueber die Zahnentwicklung der Krokodile. Morph. Arbeiten Bd. III. 1893.

26. Derselbe: Contributions to the histogeny and histology of bony and dental tissues. Dental Cosmos 1893.

27. v. Siebold: Die Süsswasserfische Mitteleuropas. Leipzig 1863.

28. Sirena: Ueber Bau und Entwicklung der Zähne bei Amphibien und Reptilien. Verhandlungen der phys. mediz. Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge Bd. II, Heft III 1871.

29. Sternfeld, A.: Ueber die Struktur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins (Owen). Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XX. 1882.

30. Tomes: On the development of the teeth of Fishes. Elasmobranchii and Teleostei in: Phil. Trans. Roy. Soc. London V. 166. London 1876.

31. Derselbe: On the structure and development of vascular dentine. Philosoph. Transact. Roy. Soc. Vol. 169. 1878.

32. Waldeyer, W.: Bau und Entwicklung der Zähne: S. Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Leipzig 1871.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.